

УДК 568.1:57.03:57.04:57.054:577.171.55:591.11:591.4.068.1:591.41:598.1:598.2:599

УНИКАЛЬНОЕ МОРФОФУНКЦИОНАЛЬНОЕ УСТРОЙСТВО СЕРДЦА РЕПТИЛИЙ

© 2024 г. В. А. Черлин*

Дагестанский государственный университет, Махачкала, Россия

*e-mail: cherlin51@mail.ru

Поступила в редакцию 04.01.2024 г.

После доработки 10.01.2024 г.

Принята к публикации 10.01.2024 г.

Анализируется эволюция термоэнергетических статусов позвоночных животных и связанное с этим эволюционное развитие у них сердца. Анализ показывает, что у большинства современных лепидозавров и черепах сердце не полностью, условно пятикамерное: в нем два предсердия и один желудочек, в котором две неполных перегородки разделяют его на три функциональные части. У некоторых из них в эволюции эти две перегородки модифицировались так, что превратились в одну с вертикальными и горизонтальными элементами, в результате чего сердце стало функционально четырехкамерным с улучшенным разделением потоков артериальной и венозной крови. У крокодилов сердце полностью морфологически четырехкамерное. Но сердца всех рептилий, современных и вымерших, выполняют параллельно две противоположные функции – разделение потоков артериальной и венозной крови и одновременно их регулируемое смешивание. Для этого в их сердцах имеются специальные морфофизиологические механизмы. Такая странная функциональная двойственность в работе сердца рептилий имеет целью регуляцию уровня метаболизма путем контроля над количеством углекислого газа, поступающего в кровоток: увеличение количества CO_2 в крови снижает скорость метаболизма, уменьшение его количества – ускоряет метаболизм. Смешанная кровь в большом круге кровообращения у рептилий является не недостаточным развитым, примитивным состоянием, а физиологической необходимостью. Причем этот способ регуляции скорости метаболизма наиболее адекватен исходному, предковому термоэнергетическому состоянию рептилий, поскольку базальные наземные тетраподы и большинство древних рептилий были мезо- и даже тахиметаболическими, то есть почти или полностью теплокровными – эндотермными животными. Именно этим эндотермным животным была необходима такая регуляция метаболизма. В результате все современные рептилии имеют сложную морфофизиологическую организацию сердца, которая функционально более подходила их почти теплокровным предкам. Современные рептилии используют часть их предковых свойств в качестве адаптаций к новым условиям внешней среды, к новым экологическим требованиям и к своему новому морфофизиологическому состоянию. Такая уникальная организация сердца характерна для всех современных и вымерших рептилий и, что важно, исключительно для рептилий в связи с их изначальным эндотермным статусом.

Ключевые слова: позвоночные животные, анатомия и функции сердца, эволюция термоэнергетических статусов, связь морфологии и функций сердца рептилий

DOI: 10.31857/S0042132424020079, EDN: RHDNVO

ВВЕДЕНИЕ

Кто такие рептилии? Прежде всего, говоря о рептилиях, необходимо определиться с тем, каких животных мы имеем в виду. Объем класса рептилий, который более или менее отчетливо выделен во многих научных книгах и в большинстве учебных пособий, на самом деле вызывает множество вопросов. Многие ученые вполне обоснованно высказывают мнение о том, что класса рептилий как систематической категории вообще не существует, поскольку в класс

рептилий (ныне живущих) по современным представлениям входят имеющие слишком далекое филогенетическое родство группы позвоночных животных. Так, современные чешуйчатые (клювоголовые, ящерицы и змеи) и крокодилы – разные ветви развития диапсид (Diaspora): чешуйчатые – это лепидозавры (Lepidosauria), а крокодилы – архозавры (Archosauria). С пониманием происхождения черепах до сих пор далеко не все ясно, но уже сейчас очевидно, что черепахи – тоже диапсиды (Schoch, Sues,

2015), хотя еще не так давно их считали анапсидами.

Исходя из решаемых нами задач, нам более всего близка и подходит позиция Л.П. Татарина, который, принимая для позвоночных животных принцип горизонтальной классификации (Татарин, 2009), считал рептилиями не только собственно рептилий, но и парарептилий, и тероморфов и, с некоторым сомнением, сеймуриоморфов. “Архозавры и тероморфы – важнейшие в филогенетическом отношении подклассы рептилий”, – писал он (Татарин, 2009, с. 324).

Традиционно считается, что рептилии – холоднокровные (пойкилотермные, эктотермные, брадиметаболические) позвоночные. У большинства из них трехкамерное сердце: в нем два предсердия и один желудочек, частично разделенный неполной вертикальной или горизонтальной перегородкой на две части. Кроме того, считается, что теплокровность есть высшее, более развитое, более эволюционно продвинутое термоэнергетическое¹ состояние, по сравнению с холоднокровностью, а также что одно из основных направлений эволюции позвоночных животных выражается в развитии от холоднокровности к теплокровности.

Однако исследования последних примерно 10–15 лет с использованием новых технических средств и методик внесли много нового и неожиданного в наше понимание биологии этой группы позвоночных животных.

ТЕРМОЭНЕРГЕТИЧЕСКАЯ ЭВОЛЮЦИЯ ПОЗВОНОЧНЫХ ЖИВОТНЫХ

Традиционно мы разделяем позвоночных животных по их термобиологическим характеристикам на две группы – холодно- и теплокровные, которых иногда, в соответствии со смысловыми нюансами, называем пойкилотермными и гомойотермными, эктотермными и эндотермными, брадиметаболическими и тахиметаболическими. Хотя, по сути, имеем в виду разделение на одни и те же группы.

¹ Термоэнергетика – введенный нами термин, который характеризует единый функциональный и морфофизиологический комплекс “температура–метаболизм”. Интенсивность метаболизма неразрывно связана с температурой тела животного, и, следовательно, изучать уровни обмена в отрыве от температуры некорректно, да и просто невозможно. Более логичный термин “термометаболизм” уже преокупирован и означает ту часть метаболизма, которая направлена на термогенез, и поэтому для нашего случая, к сожалению, этот термин не может быть применен.

Наши исследования и анализ опубликованных материалов показали, что эволюционный процесс у позвоночных животных в значительной степени запускается, протекает и направляется в результате проявления комплекса ключевых биохимических и физиологических ароморфозов (Черлин, 1988, 2017, 2021а, 2021б), связанных с развитием их отношений с фактором температуры (Черлин, 2014, 2021а–г, 2022а, 2022б, 2023, 2024а). Эти ароморфозы выражаются в том, что в процессе эволюции изначально брадиметаболических, эктотермных рыб у сформировавшихся на их базе первых амфибиподобных тетрапод – первичных эктотермов (Черлин, 2024а) – на определенном этапе их развития примерно 350–330 млн лет назад резко усилилась интенсивность окисления в митохондриях, вырос основной обмен, а затем и термометаболизм и повысилась температура тела. Видимо, именно благодаря таким новым качествам у этих животных существенно выросла энергообеспеченность активности, они получили возможность выйти на сушу и начать ее осваивать. Другими словами, у самых первых базальных наземных тетрапод с самого их эволюционного появления, начиная уже, как минимум, со стегоцефалов возрастом 331–326 млн лет (Whitney et al., 2022) и сеймуриоморфов возрастом 290–270 млн лет (Estefa et al., 2020), были повышенные уровни основного обмена, то есть брадиметаболическая эктотермия их предков сменилась у них мезометаболической эндотермией. Так первичные эктотермы превратились в первичных эндотермов, одной из важных характеристик которых была, помимо прочего, еще недостаточная развитость систем оперативной нейрогуморальной регуляции уровней метаболизма и термометаболизма (Черлин, 2024а). А вскоре у них произошло повышение температуры тела, появилась мезотермия и даже определенная степень теплокровности (Harrell et al., 2016; Legendre et al., 2016; Benton, 2020; Grigg et al., 2022). И эти базальные наземные тетраподы постепенно эволюционировали в первых амниот, рептилий (Черлин, 2021а–г, 2022а, 2022б).

В дальнейшем некоторая часть зауропсид и синапсид самостоятельно дали кладу мезо- и тахиметаболических, эндотермных, почти или полностью теплокровных животных. Это независимое появление теплокровности в двух отдельных кладах позвоночных животных стало возможным, поскольку у них всех имелись общие биохимические и физиологические преадаптации к проявлению эндогенного термогенеза (Черлин, 2023, 2024а). Кроме того, у них имеются общие закономерности эволюционного

развития, диктующие необходимость повышения и стабилизации высокой температуры тела (Рюмин, 1940; Черлин, 1990). Такими мезо- и тахиметаболическими, то есть почти теплокровными животными на определенном этапе эволюционного развития стали, похоже, большинство диапсид – большая часть архозавроморфов и архозавров – динозавры, крокодилморфы (Черлин, 2021а, 2021б).

Но некоторая часть диапсид эволюционировала в тахиметаболических, полностью теплокровных животных – архозавроморфов и архозавров – часть динозавров и крокодилморфов (Черлин, 2021а, 2021б), зауроптеригии (плезиозавры), ихтиоптеригии (ихтиозавры), а также часть лепидозавров, например мозазавры (Bernard et al., 2010; Harrell et al., 2016), стали “вторично эндотермными” животными.

Такими же, только, видимо, еще более совершенными тахиметаболическими, полностью теплокровными “вторично эндотермными” животными стали современные птицы и млекопитающие, одна из важных характеристик которых – развитость систем оперативной нейроморальной регуляции уровней метаболизма и термометаболизма (Черлин, 2024а).

Но некоторая часть зауропсид из разных эволюционных ветвей по различным причинам вновь перешла к брадиметаболической эктотермии – крокодилы, лепидозавры (клювоголовые, ящерицы и змеи), черепахи (Черлин, 2024а). Все это – вторичные эктотермы (Черлин, 2024а). Но эта вторичная эктотермия существенно отличалась от первичной эктотермии рыб и базальных амфибиоподобных тетрапод. Основные отличия связаны с тем, что первичные эктотермы при своей трансформации во вторичных эктотермов прошли стадию мезометаболической первичной эндотермии (Черлин, 2024а). Благодаря этому в качестве основных отличий вторичной эктотермии от первичной следует отметить: 1) появление у вторичных эктотермов псилотермии², 2) вторичные эктотермы, в отличие от первичных, хамилотермных³, получили возможность повышать и выдерживать высокие температуру тела и уровень метаболизма, чтобы использовать их для улучшения важнейшей

эволюционно значимой характеристики – качества своей активности⁴ (Черлин, 2024а, 2024б).

ПОЧЕМУ ОСОБЫЙ ИНТЕРЕС ВЫЗЫВАЕТ СЕРДЦЕ ИМЕННО У РЕПТИЛИЙ

Чтобы описать особенности термоэнергетического состояния рептилий, следует снова вспомнить об объеме той не систематической в строгом смысле этого слова группе животных, которых мы обозначаем термином рептилии (рис. 1; отмечены на схеме буквой “P”).

Традиционно считается, что в эволюции позвоночных животных шло постепенное усложнение морфофизиологической организации организма, в результате чего рептилии как промежуточный этап этого процесса должны обладать некоторым переходным набором характеристик между сравнительно просто организованными холоднокровными, эктотермными амфибиями и уже намного более сложно организованными теплокровными, эндотермными птицами и млекопитающими. И создавалось впечатление, что данные, полученные ранее в XIX и XX вв. в основном при изучении морфологии и физиологии современных позвоночных животных и частично при изучении анатомии костных окаменелостей их вымерших предков, подтверждают такую точку зрения.

Но исследования начала XXI в. с использованием новых методических приемов и технических средств дали много неожиданных результатов, которые заставляют посмотреть на этот процесс несколько иначе.

Выяснилось, что на самом деле рептилии появились на Земле и сформировали все свои важнейшие комплексы морфофизиологических характеристик как мезометаболические, мезотермные, псилотермные эндотермы немногим позже 300 млн лет назад. Мало того, по современным данным, подавляющее большинство живших когда-либо на Земле рептилий были мезо- или тахиметаболическими, первично эндотермными, то есть в разной степени теплокровными животными, а вовсе не холоднокровными, брадиметаболическими эктотермами,

² Псилотермия – терморегуляционная реакция, направленная на периодическое или постоянное повышение температуры тела (Черлин, 2021д).

³ Хамилотермия – термознергетическое состояние, статус животных, характеризующийся отсутствием у них реакции псилотермии, то есть у этих животных нет направленности на обязательное повышение температуры тела (Черлин, 2021д).

⁴ Качество активности – введенный нами термин, обозначающий комплекс характеристик, проявляющийся в увеличении скорости, скоординированности и точности движений, интенсивности внутренних процессов в оптимизации жизнедеятельности за счет развития нервной системы, усиления энергообеспеченности активности и жизнедеятельности, в повышении выносливости, адаптабельности и др., которые дают животным селективные преимущества в конкуренции с другими группами животных, создают предпосылки их эволюционного успеха.

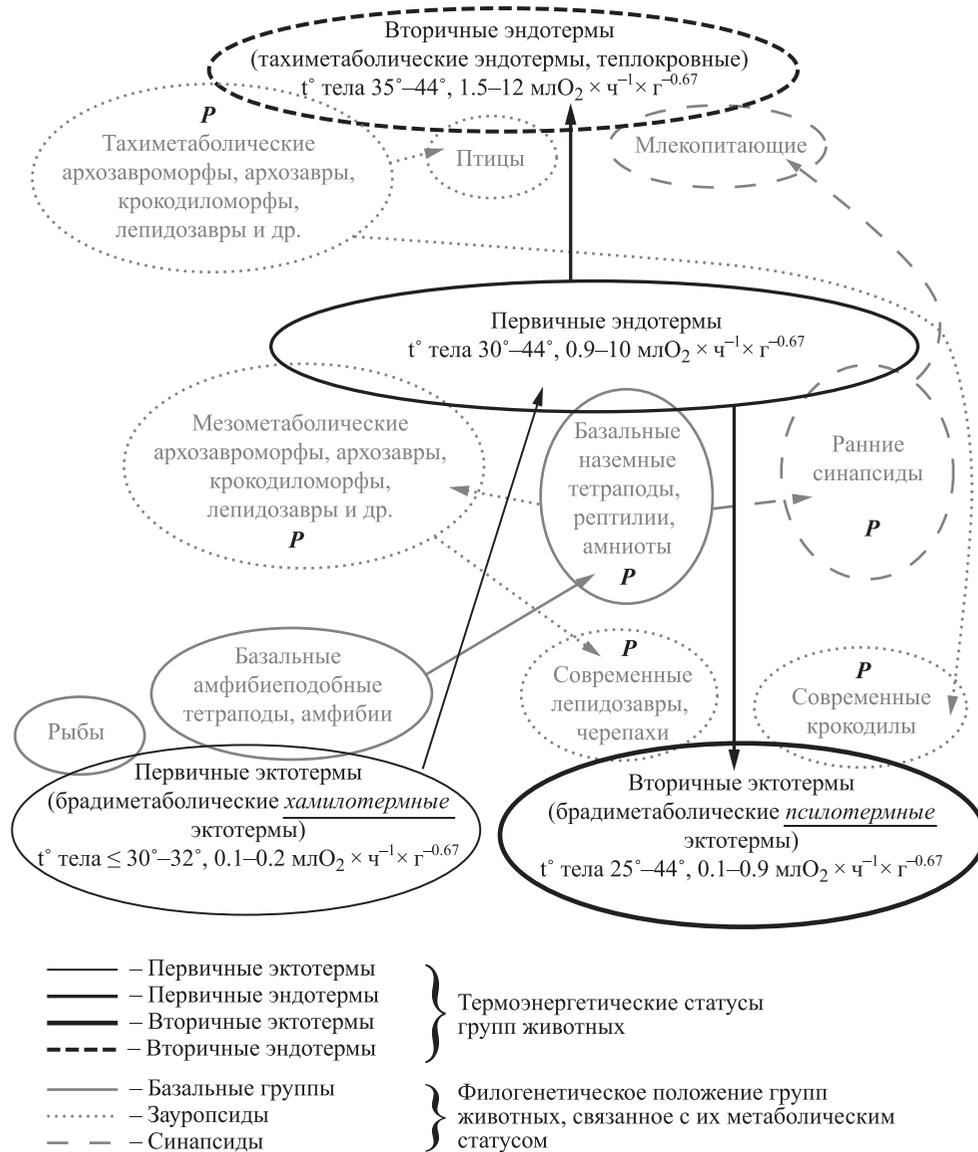


Рис. 1. Упрощенная схема эволюции термоэнергетических статусов у позвоночных животных, их основных показателей, конкретных групп животных, пошедших по разным путям этого эволюционного развития. Буквами “P” на схеме обозначены группы позвоночных животных, которые, в соответствии с позицией Л.П. Татарина, предполагающей горизонтальный тип систематики позвоночных (Татарин, 2009), могут считаться рептилиями. Частичное наложение серых эллипсов, обозначающих филогенетические группы позвоночных животных, на черные эллипсы, обозначающие термоэнергетическое состояние, говорит о том, что эти филогенетические группы имеют данный термоэнергетический статус.

как об этом написано во всех наших учебниках. Таковыми, то есть брадиметаболическими эктотермами, были лишь немногие самые древние рептилии (первичные эктотермы) и есть сейчас все современные рептилии (вторичные эктотермы). Именно холоднокровное состояние современных рептилий ввело в заблуждение о термоэнергетическом статусе этой группы животных исследователей XIX и XX вв.

Разнообразные варианты эндо- и эктотермных рептилий и пути их эволюции проиллюстрированы на рис. 1. На нем видно, что все современные, брадиметаболические, псилотермные, вторично эктотермные рептилии – потомки мезо- или даже тахиметаболических в разной степени теплокровных предков (Черлин, 2021a–г). Также совершенно очевидно и то, что ключевое звено, исходное ядро эволюции

позвоночных животных — группа базальных наземных тетрапод. Сейчас уже имеются вполне определенные сведения о том, что они с самого начала своего появления и развития были мезометаболическими эндотермами (Whitney et al., 2022; Estefa et al., 2020).

Если упростить и немного модифицировать приведенную на рис. 1 схему (рис. 2), то можно увидеть еще одну важную закономерность, которая также не отражена в наших учебниках: эволюция позвоночных животных вовсе не направлена однозначно на развитие от эктотермии к эндотермии. Функциональная направленность на развитие эндотермии проявляется параллельно в кладах синапсид (млекопитающие) и зауропсид (птицы). Но одновременно с этим среди зауропсид наблюдается эволюционное развитие эктотермии (вторичной). Очень важно понимать, что эктотермия — не более эволюционно примитивное состояние, предшествующее эндотермии, а самостоятельное эволюционное направление от первичной ко вторичной эктотермии, параллельное развитию эндотермии.

Таким образом, в эволюции позвоночных животных рептилии — первая, в дальнейшем очень развитая и эволюционно перспективная группа эндотермных, мезо- или даже тахиметаболических псилотермных животных. Как мы уже говорили, брадиметаболическими эктотермами были среди них группы первичных эктотермов, и ими стали в основном наиболее поздние, современные вторично эктотермные рептилии. Следовательно, эволюционное развитие рептилий происходило в своей массе в среде мезо- и

тахиметаболических псилотермных эндотермов, то есть в разной степени теплокровных животных.

В соответствии с этим обстоятельством в эволюции позвоночных животных происходило и развитие морфофизиологической организации их сердца, которое самым непосредственным образом связано с изменением термоэнергетического статуса животных. Здесь важно отметить, что поскольку уже самые ранние, базальные наземные тетраподы, трансформировавшиеся в рептилий, оказались мезометаболическими первичными эндотермами, то это обстоятельство поставило перед всеми ними важнейшую общую проблему — необходимость регулировать изначально повышенный у них уровень метаболизма. Без этой регуляции неконтролируемое повышение метаболизма, следовательно, и термометаболизма, и температуры тела привело бы к фатальным последствиям. А у этих первично эндотермных животных явно еще не была развита оперативная нейрогуморальная регуляция метаболизма, которая не могла появиться у них одновременно со скачкообразным, ароморфным повышением уровней митохондриального и общего метаболизма. Необходимо было задействовать для этого какой-то другой механизм регуляции, который уже имелся у этих животных, но использовался для других целей.

В организме позвоночных животных присутствует следующая физиологическая закономерность: увеличение количества углекислого газа в кровотоке снижает уровень метаболизма, а уменьшение его количества в крови — повышает

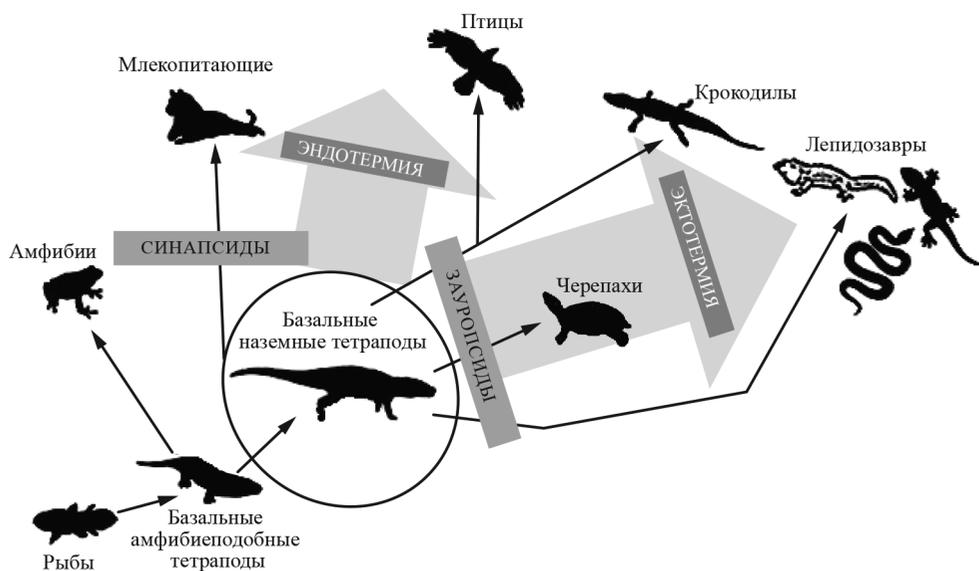


Рис. 2. Современные представления об эволюции позвоночных животных и об их термоэнергетических статусах.

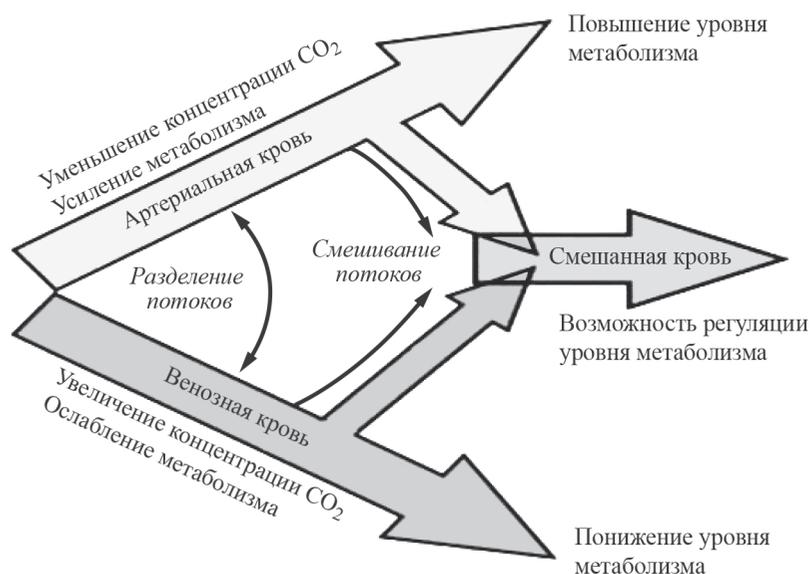


Рис. 3. Два направления проявления функций сердца у рептилий по отношению к артериальному и венозному потокам крови: снижение концентрации CO_2 в крови увеличивает уровень метаболизма, повышение уровня CO_2 — замедляет метаболизм.

уровень метаболизма. Именно эту уже имеющуюся закономерность используют рептилии для регуляции метаболизма. Для этого необходимы механизмы контроля над количеством CO_2 в крови или, другими словами, контроль над долей венозной крови, попадающей в кровоток.

Таким образом, именно у рептилий имеются два параллельных, одновременно действующих и при этом функционально противоположно направленных механизма в сердечно-сосудистой системе: 1) разделение потоков артериальной и венозной крови и 2) регулируемое смешивание этих потоков. Смысл этого механизма — регуляция уровня метаболизма (рис. 3).

Следует отметить, что для рыб и амфибий с их низкими уровнями метаболизма и однозначным, полным или почти полным смешиванием потоков оксигенированной и деоксигенированной крови в неразделенном желудочке двух- и трехкамерного сердца контроль над степенью этого смешивания просто неактуален. У теплокровных, тахиметаболических птиц и млекопитающих с их четырехкамерным сердцем и, следовательно, полным разделением этих двух потоков, контролировать смешивание просто бессмысленно, поскольку этого смешивания вообще нет.

Таким образом, именно для рептилий проблема смешивания артериальной и венозной крови и контроля над степенью этого смешивания оказывается не просто актуальной, но жиз-

ненно необходимой. Это обстоятельство выделяет рептилий и делает их сердечно-сосудистую систему уникальной среди всех остальных позвоночных.

МОРФОФУНКЦИОНАЛЬНОЕ УСТРОЙСТВО СЕРДЦА У ЛЕПИДОЗАВРОВ И ЧЕРЕПАХ

Морфофункциональное устройство сердца напрямую можно изучить только у современных животных. Поэтому посмотрим, как устроены и работают сердца у различных групп ныне живущих позвоночных.

У классических брадиметаболических животных, то есть у первичных эктотермов — рыб и амфибий сердце двухкамерное или трехкамерное, в котором кровь смешанная, в некоторых случаях с первыми признаками частичного незначительного разделения потоков артериальной и венозной крови. Таковы двоякодышащие рыбы с почти разделенным надвое предсердием и одним желудочком с неполной перегородкой в нем (Jollie, 1962; Ishimatsu, 2012) и амфибии с двумя разделенными предсердиями и одним желудочком со многими неполными перегородками, препятствующими свободному, полному смешиванию артериальной и венозной крови (Дзержинский и др., 2013; Шахпоронов, 2017).

У современных лепидозавров и черепах сердце имеет своеобразную структуру. У большинства

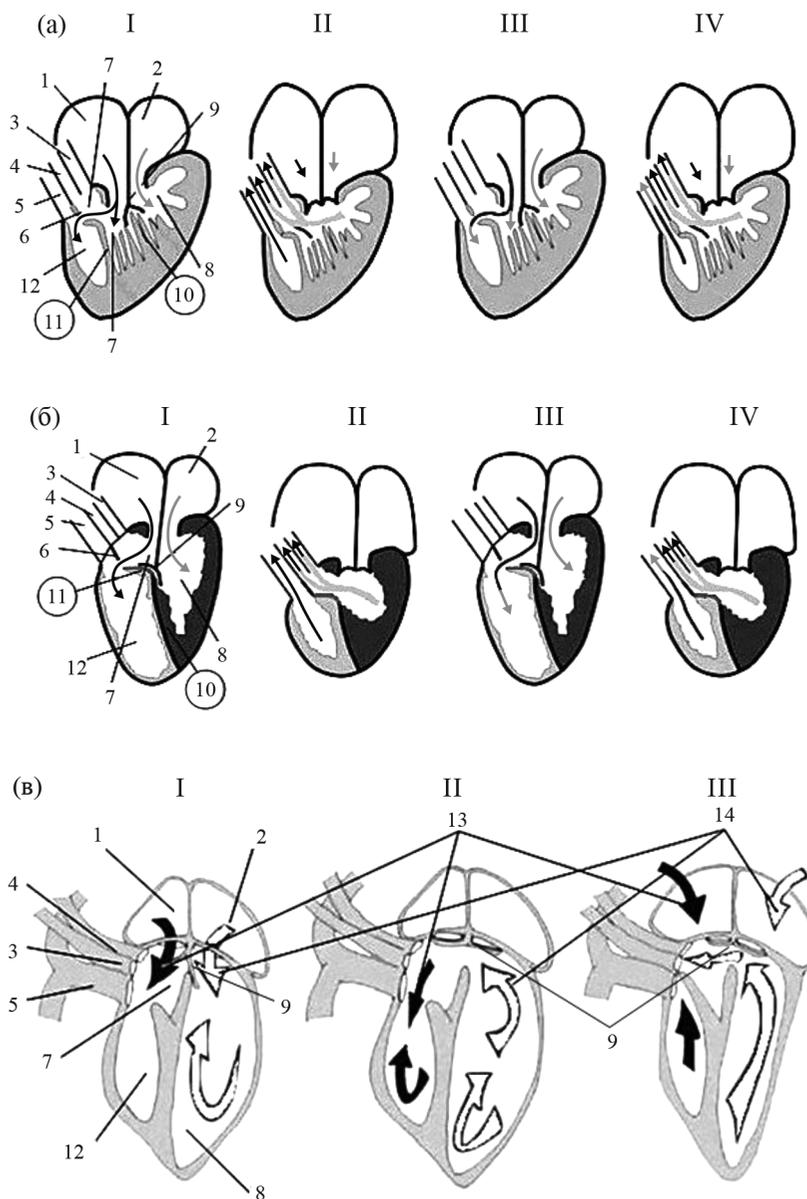


Рис. 4. Упрощенная схема устройства сердца некоторых видов рептилий и кровотока в нем.

(а) – большинство чешуйчатых, туатары и черепахи; (б) – питоны (по: Jensen et al., 2014). Трабекулы в артериальной (8) и легочной (12) камерах желудочка у большинства чешуйчатых и черепах, на самом деле, есть, но на рисунке они стерты, чтобы не мешали пониманию деления желудочка на камеры. Черные тонкие стрелки – деоксигенированная (венозная) кровь, серые широкие стрелки и части стрелок (в рисунках под номером II и IV) – оксигенированная (артериальная) кровь. I – первая диастола, II – первая систола, III – вторая диастола, IV – вторая систола. 1 – правое предсердие, 2 – левое предсердие, 3 – правая дуга аорты, 4 – левая дуга аорты, 5 – легочная артерия, 6 – бульбовидная перегородка, 7 – венозная камера, 8 – артериальная камера, 9 – атриовентрикулярный клапан, 10 – вертикальная перегородка, 11 – мускульный гребень, 12 – легочная камера, 13 – деоксигенированная, венозная кровь, 14 – оксигенированная, артериальная кровь; (в) – схема устройства и работы функционально четырехкамерного сердца королевского питона *Python regius* (по: Starck, 2009; Vogan, 2017). I – ранняя диастола. Деоксигенированная кровь поступает из правого предсердия в венозную камеру. Насыщенная кислородом кровь поступает из левого предсердия в артериальную камеру. Створки атриовентрикулярных клапанов перекрывают внутривентрикулярный канал, предотвращая смешение оксигенированной и деоксигенированной крови. II – поздняя диастола. Атриовентрикулярные клапаны закрываются, и насыщенная кислородом кровь поступает из венозной камеры в легочную. III – систола желудочков. Деоксигенированная кровь поступает из легочной камеры наружу через легочную артерию. Насыщенная кислородом кровь поступает из артериальной камеры через венозную камеру и выходит как через левую, так и через правую аорты. При такой структуре условно пятикамерное сердце питонов оказывается не морфологически, а функционально четырехкамерным.

из них в желудочке имеются две преграды, частично (функционально, но не полностью морфологически) разделяющие его на три функциональных камеры — артериальную, венозную и легочную (рис. 4а). Таким образом, в целом сердце у них становится не полностью, условно пятикамерным. В некоторых случаях модификация перегородок — их частичное соединение или слияние — приводит к тому, что вместо двух возникает одна перегородка с вертикальными и горизонтальными компонентами, которая превращает их не полностью пятикамерное сердце в условно, функционально четырехкамерное (рис. 4б, в), в котором разделение потоков артериальной и венозной крови становится еще не окончательным, но, тем не менее, более полным.

Здесь важно обратить внимание на функциональную составляющую описанных выше сердец. Дело в том, что безусловная необходимость регулировать уровень метаболизма прежде всего актуальна для животных, у которых уровень метаболизма повышен. Это лишь частично относится к современным рептилиям: они только периодически, чаще всего в период активности, повышают температуру тела за счет поступающей извне теплоты, в результате чего у них возрастает и интенсивность метаболизма. Но вряд ли такая ситуация может стать причиной масштабных морфофизиологических перестроек в сердце и других системах органов, ведь даже некоторые амфибии (например, жабы с сухой кожей) за счет притока внешнего тепла периодически повышают температуру своего тела до 34°–39° (Pearson, Brandford, 1976; Meek, Jolley, 2006), но структура их сердца такая же, как и у остальных амфибий с постоянно низкими уровнями температуры тела и метаболизма. Вполне вероятно поэтому, многие рептилии могли бы, скорее всего, обойтись немного модифицированными трехкамерными сердцами, несколько сходными с сердцем современных амфибий.

Чтобы понять реальную причину появления не полностью пятикамерного сердца многих рептилий, стоит, наверно, обратиться к их эволюционной истории. Как мы уже упоминали, первые вышедшие на сушу базальные наземные тетраподы, превратившиеся впоследствии в рептилий, уже были по крайней мере мезометаболическими, первично эндотермными животными. Вместе с тем, развившееся на их базе огромное разнообразие архозавроморфов, архозавров, лепидозавров, крокодилморфов, черепах и других групп начиналось, видимо, именно с животных, обладавших повышенным уровнем метаболизма. И именно для них первостепенную актуальность приобрело не полностью пятикамерное сердце, которое развилось у них

на базе трехкамерного с большим количеством неполных мускульных и соединительнотканых септ и которое стало способным частично разделять потоки оксигенированной и деоксигенированной крови и одновременно их смешивать, способствуя таким образом регуляции количества CO_2 в крови.

Таким образом, не полностью пятикамерное сердце наиболее актуально, прежде всего, для мезометаболических первично эндотермных рептилий. И именно от них этот тип сердца перешел к их потомкам — к современным вторично эктотермным брадиметаболическим рептилиям, у которых температура тела и уровень метаболизма периодически, но существенно поднимаются, в результате чего они на время превращаются в мезометаболических высокотемпературных эктотермных животных. И именно в этом периодически мезометаболическом и высокотемпературном состоянии пятикамерное сердце оказалось весьма полезным и для современных рептилий.

Возможно даже, что такое пятикамерное сердце, приобретенное в процессе адаптации к высоким уровням температуры и метаболизма, стало для первично эндотермных рептилий триггером для дальнейшего успешного освоения суши, позволив им существенно повысить качество активности за счет улучшения ее энергообеспеченности и прочих преимуществ, полученных благодаря высоким температуре тела и уровню метаболизма.

МОРФОФУНКЦИОНАЛЬНОЕ УСТРОЙСТВО СЕРДЦА У КРОКОДИЛОВ

У современных крокодилов сердце полностью четырехкамерное. Можно было бы ожидать, что эта четырехкамерность направлена прежде всего на то, чтобы как можно более полно разделить потоки артериальной и венозной крови. Но на самом деле ситуация с функциями их сердца намного сложнее.

Сейчас уже совершенно очевидно, что предками современных крокодилов были наземные, хищные, активные, мезо- и тахиметаболические, практически теплокровные животные (Legendre et al., 2016; Cubo et al., 2020; Faure-Brac, Cubo, 2020). И в этом их теплокровном состоянии четырехкамерность сердца была для них безальтернативно обязательной.

В дальнейшем эволюция крокодилов пошла по пути освоения специфической экологической ниши: околотовный образ жизни, длительные затаивания в мелкой воде, чтобы скрываться от опасностей, чтобы вести засадную охоту,

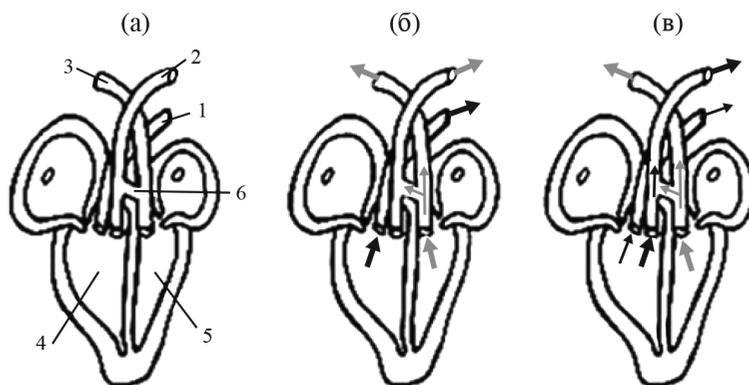


Рис. 5. Схема устройства и работы полностью морфологически четырехкамерного сердца крокодила (по: Benton, 2020). Черные стрелки – венозная кровь, серые – артериальная. (а) – анатомия сердца, (б) – циркуляция крови на суше, (в) – циркуляция крови при нырянии. 1 – легочная артерия, 2 – левая дуга аорты, 3 – правая дуга аорты, 4 – правый желудочек, 5 – левый желудочек, 6 – отверстие Паниццы.

чтобы топить добычу и т.п. Другими словами, у них развивались адаптации к длительным периодам апноэ, что требовало периодически резко ослабления метаболизма по крайней мере на время этих апноэ, то есть жизненно необходимой стала регуляция уровня метаболизма. А это, естественно, отразилось на структуре сердца. Об этом – в следующем разделе.

Таким образом, весь объем информации об эволюции термоэнергетических статусов в истории развития крокодилов, о морфофизиологических и функциональных особенностях их сердца свидетельствует о том, что современные

крокодилы – потомки практически теплокровных предков, и они получили именно от них свое четырехкамерное сердце как орган с атавистическими свойствами (рис. 5).

РЕГУЛЯЦИЯ УРОВНЯ МЕТАБОЛИЗМА

На рис. 6 показана схема некоторых внутри- и внесердечных механизмов, обеспечивающих смешивание потоков артериальной и венозной крови и регуляцию степени ее смешивания у современных крокодилов. У них внутрисердечный шунт – это отверстие Паниццы между правой и

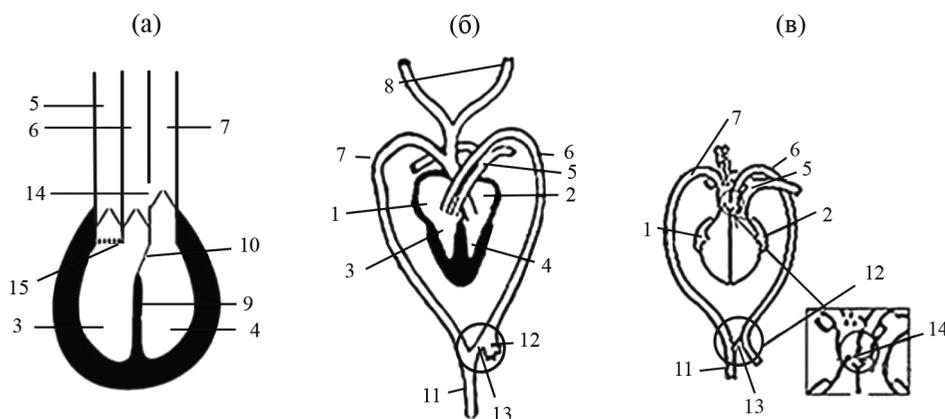


Рис. 6. Схема шунтов и клапанов, обеспечивающих смешивание двух потоков крови и регуляцию степени ее смешивания, у крокодилов. (а) – по: Seymour et al., 2004; (б) – по: Voas, 1884; Полежаев, Шимкевич, 1891; Шмальгаузен, 1947; (в) – по: Grigg et al., 2022. 1 – правое предсердие, 2 – левое предсердие, 3 – правый желудочек, 4 – левый желудочек, 5 – легочная артерия, 6 – левая дуга аорты, 7 – правая дуга аорты, 8 – сонные артерии, 9 – межжелудочковая перегородка, 10 – перепончатая перегородка, 11 – спинная аорта, 12 – чревная артерия, 13 – внесердечный шунт, 14 – отверстие Паниццы (внутрисердечный шунт), 15 – зубчатый клапан.

левой дугами аорты. У некоторых групп рептилий имеется еще и канал, расположенный внутри миокарда и связывающий артериальную и венозную камеры сердца (Kargdong, 2012). У всех ли групп есть такой канал, а если не у всех, то у каких именно, еще предстоит выяснить.

У крокодилов во входе в легочную артерию расположен зубчатый клапан. С его помощью крокодилы изменяют количество венозной крови, которая попадает в легочную артерию. Кроме того, пропуская артериальную кровь из правой дуги аорты через отверстие Паниццы в левую дугу, крокодил регулирует количество венозной крови, попадающей со смешанной кровью через левую дугу в кровоток. У других рептилий эта регуляция осуществляется изменением просвета самой легочной артерии с помощью ее гладкой мускулатуры (Иорданский, 2015).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Одной из важнейших, уникальных функциональных особенностей сердец всех групп рептилий, отличающей их от остальных позвоночных животных, является то, что в них одновременно происходит частичное разделение потоков артериальной и венозной крови и параллельно с этим частичное, регулируемое их смешивание. Именно эта двойственная функция — основной механизм регуляции уровней метаболизма, поскольку увеличение концентрации углекислого газа в крови (увеличение доли венозной крови в кровотоке) снижает уровень метаболизма, а уменьшение концентрации углекислого газа в крови (уменьшение доли венозной крови в кровотоке) ускоряет метаболизм.

Таким образом, смешанная кровь в кровотоке рептилий — это не недостаточно развитое, примитивное состояние. Наличие в сердце у рептилий специальных морфологических структур и особых физиологических реакций, создающих механизмы регуляции доли венозной крови, попадающей в кровяное русло, то есть регуляции уровня метаболизма за счет контроля над количеством углекислого газа в крови, говорит о том, что мы имеем дело с физиологической необходимостью, эволюционной направленностью на развитие вторичной эктотермии. И вершиной этого эволюционного направления являются современные рептилии.

Такое регулирование уровня метаболизма было наиболее актуально прежде всего для предков современных рептилий, которые в своем большинстве были мезо- или тахиметаболическими, а вовсе не брадиметаболическими животными. Таким образом, морфофизиологическая организация сердца всех современных групп

рептилий в большой степени связана с их эволюционной, филогенетической историей. Они получили определенные типы сердец, характерных и наиболее актуальных для физиологии и экологии их мезометаболических, эндотермных предков. У современных рептилий предковые типы сердец во многом изменили свои функции. Эти животные использовали часть их предковых свойств в качестве адаптаций к новым условиям внешней среды, к новым экологическим требованиям и к своему новому морфофизиологическому состоянию.

Материалы этой статьи были доложены 27 ноября 2022 г. на кафедре зоологии позвоночных животных в СПбГУ, 21 ноября 2023 г. на научной конференции в ПИН РАН (Москва) и 6 декабря 2023 г. на межлабораторном семинаре в ЗИН РАН (Санкт-Петербург).

БЛАГОДАРНОСТИ

Выражаю свою искреннюю благодарность моим друзьям Игорю Юрьевичу Барсукову и Игорю Леонидовичу Окштейну за активное обсуждение данной непростой темы.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Никаких дополнительных грантов на проведение или руководство данным конкретным исследованием получено не было.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

Настоящая статья не содержит собственных исследований с участием людей и животных в качестве лабораторных объектов изучения.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Автор заявляет об отсутствии конфликта интересов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Дзержинский Ф.Я., Васильев Б.Д., Малахов В.В.* Зоология позвоночных. М.: Академия, 2013. 464 с.
- Иорданский Н.Н.* Сердце // Т. 30. БРЭ. М.: БРЭ, 2015. <https://bigenc.ru/c/serdtse-3745cf/?v=6124844>. Дата обращения: 30.07.2023.
- Полежаев Н.Н., Шимкевич В.М.* Курс зоологии позвоночных. Вып. 1. СПб.: Тип. А.С. Суворина, 1891. 194 с.
- Рюмин А.В.* Значение температуры в онтогенезе и филогенезе животных // Успехи соврем. биол. 1940. Т. 12 (3). С. 504–515.

- Татаринов Л.П.* Очерки по эволюции рептилий. Архозавры и зверообразные / Тр. ПИН РАН. Т. 291. М.: ГЕОС, 2009. 377 с.
- Черлин В.А.* Интенсивность окисления митохондрий печени разных классов позвоночных животных при различных температурах // Тез. науч. сообщ. IV съезда физиологов Узбекистана (Ташкент, 9–11 ноября 1988). Ташкент: Фан, 1988. С. 140–141.
- Черлин В.А.* Стабилизация высокой температуры тела в эволюции позвоночных животных // Успехи соврем. биол. 1990. Т. 109 (3). С. 440–452.
- Черлин В.А.* Рептилии: температура и экология. Saarbrücken: LAP, 2014. 452 с.
- Черлин В.А.* Значение изменений интенсивности сопряженного и несопряженного дыхания митохондрий в эволюции позвоночных животных // Успехи соврем. биол. 2017. Т. 137 (5). С. 479–497.
- Черлин В.А.* Гипотеза о механизмах эволюционного процесса и его канализации на примере позвоночных животных. 1. Эволюция, связанная с высокой температурой тела // Успехи соврем. биол. 2021а. Т. 141 (1). С. 78–104.
- Черлин В.А.* Гипотеза о механизмах эволюционного процесса и его канализации на примере позвоночных животных. 2. Некоторые механизмы эволюционного процесса у позвоночных // Успехи соврем. биол. 2021б. Т. 141 (2). С. 189–208.
- Черлин В.А.* Эволюция термобиологических статусов у позвоночных животных. 1. Температуры тела вымерших и современных рептилий // Журн. общ. биол. 2021в. Т. 82 (6). С. 445–458.
- Черлин В.А.* Эволюция термобиологических статусов у позвоночных животных. 2. Развитие отношений с температурой у позвоночных животных // Журн. общ. биол. 2021г. Т. 82 (6). С. 459–477.
- Черлин В.А.* Значение низких температур в жизнедеятельности рептилий и проблема активности при низких температурах // Теоретические и практические аспекты действия естественной и искусственной гипотермии на организм / Тез. докл. Всерос. науч. конф. (Махачкала, 1–3 октября 2021 г.). Махачкала: ДГУ, 2021д. С. 88–89.
- Черлин В.А.* Новый взгляд на механизмы, пути и формы эволюции у позвоночных животных // Эволюционная и функциональная морфология позвоночных / Мат. II Всерос. конф. шк. молод. уч. памяти Феликса Яновича Дзержинского (Москва, 6–9 октября 2022 г.). М.: КМК, 2022а. С. 334–342.
- Черлин В.А.* Отношения с температурой как один из важнейших факторов, направляющих эволюцию позвоночных животных // Современные проблемы биологической эволюции / Мат. IV Междунар. конф. к 875-летию Москвы и 115-летию со дня основания Государственного Дарвиновского музея (Москва, 17–20 октября 2022 г.). М.: ГДМ, 2022б. С. 357–359.
- Черлин В.А.* Преадаптивность несократительного термогенеза в эволюции теплокровности у позвоночных // Успехи соврем. биол. 2023. Т. 143 (4). С. 375–392.
- Черлин В.А.* Связь между эктотермией и эндотермией в эволюции позвоночных животных // Журн. общ. биол. 2024а. (в печати).
- Черлин В.А.* Функциональные направления развития сердца позвоночных животных в связи с эволюцией их термоэнергетического статуса // Журн. общ. биол. 2024б. (в печати).
- Шахпоронов В.В.* Механизм разделения крови в сердце амфибий // Эволюционная и функциональная морфология позвоночных / Мат. Всерос. конф. шк. молод. уч. памяти Феликса Яновича Дзержинского (Мос. обл., 28 сентября – 2 октября 2017 г.). М.: КМК, 2017. С. 296–303.
- Шмальгаузен И.И.* Основы сравнительной анатомии позвоночных животных. М.: Советская наука, 1947. 540 с.
- Benton M.J.* The origin of endothermy in synapsids and archosaurs and arms races in the Triassic // *Gondwana Res.* 2020. V. 100. P. 261–289.
- Bernard A., Lécuyer C., Vincent P. et al.* Regulation of body temperature by some mesozoic marine reptiles // *Science.* 2010. V. 328 (5984). P. 1379–1382.
- Boas J.E.V.* Ein Beitrag zur Morphologie der Nägel, Krallen, Hufe und Klauen der Säugetiere // *Morph. Jahrb.* 1884. Bd. 9.
- Bogan J.* Ophidian Cardiology – a review // *J. Herpetol. Med. Surg.* 2017. V. 27 (1–2). P. 62–77.
- Cubo J., Sena M.V.A., Aubier P. et al.* Were Notosuchia (Pseudosuchia: Crocodylomorpha) warm-blooded? A paleohistological analysis suggests ectothermy // *Biol. J. Linn. Soc.* 2020. V. 131 (1). P. 154–162.
- Estefa J., Klembara J., Tafforeau P., Sanches S.* Limb-bone development of seymouriamorphs: implications for the evolution of growth strategy in stem amniotes // *Front. Earth Sci.* 2020. V. 8. P. 97. <https://doi.org/10.3389/feart.2020.00097>
- Faure-Brac M.G., Cubo J.* Were the synapsids primitively endotherms? A palaeohistological approach using phylogenetic eigenvector maps // *Philos. Trans. R. Soc. Lond. B Biol. Sci.* 2020. V. 375. P. 20190138.
- Grigg G., Nowack J., Bicudo J.E.P.W. et al.* Whole-body endothermy: ancient, homologous and widespread among the ancestors of mammals, birds and crocodylians // *Biol. Rev. Camb. Philos. Soc.* 2022. V. 97. P. 766–801.
- Harrell T.L., Pérez-Huerta A., Suarez C.A.* 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.* 2016. V. 59 (3). P. 351–363.
- Ishimatsu A.* Evolution of the cardiorespiratory system in air-breathing fishes // *Aqua-BioSci. Monogr.* 2012. V. 5 (1). P. 1–28.
- Jensen B., Moorman A.F.M., Wang T.* Structure and function of the hearts of lizards and snakes // *Biol. Rev.* 2014. V. 89. P. 302–336.

- Jollie M.* Chordate morphology. N.Y.: Reinhold Publ. Corp., 1962. 478 p.
- Kargdong K.V.* Vertebrates. Comparative anatomy, function, evolution. N.Y.: McGraw-Hill, 2012. 794 p.
- Legendre L.J., Guenard G., Botha-Brink J., Cubo J.* Palaeohistological evidence for ancestral high metabolic rate in archosaurs // *Syst. Biol.* 2016. V. 65. P. 989–996.
- Meek R., Jolley E.* Body temperatures of the common toad, *Bufo bufo*, in the Vendee, France // *Herpetol. Bull.* 2006. V. 95. P. 21–24.
- Pearson O.P., Brandford D.F.* Thermoregulation of lizards and toad at high altitudes in Peru // *Copeia.* 1976. V. 1. P. 155–170.
- Schoch R., Sues H.-D.* A Middle Triassic stem-turtle and the evolution of the turtle body plan // *Nature.* 2015. V. 523 (7562). P. 584–587.
- Seymour R.S., Bennett-Stamper C.L., Johnston S.D. et al.* Evidence for endothermic ancestors of crocodiles at the stem of archosaur evolution // *Physiol. Biochem. Zool.* 2004. V. 77. P. 1051–1067.
- Starck J.M.* Functional morphology and patterns of blood flow in the heart of *Python regius* // *J. Morphol.* 2009. V. 270 (6). P. 673–687.
- Whitney M.R., Otoo B.K.A., Angielczyk K.D., Pierce S.E.* Fossil bone histology reveals ancient origins for rapid juvenile growth in tetrapods // *Commun. Biol.* 2022. V. 5 (1). P. 1280.

The Unique Morphofunctional Structure of the Reptilian Heart

V. A. Cherlin*

Dagestan State University, Makhachkala, Russia

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

The paper analyzes the evolution of the thermoenergetic statuses of vertebrates and the associated evolutionary development of their heart. The analysis shows that in most modern lepidosaurs and turtles, the heart is not completely, conditionally five-chambered: it has two atria and one ventricle, in which two incomplete septas divide it into three functional chambers. In some of them, these two septas were modified in evolution so that they turned into one with vertical and horizontal elements, as a result of which the heart became functionally four-chambered, with improved separation of arterial and venous blood flows. Crocodiles have a fully morphologically four-chambered heart. But the hearts of all reptiles, both recent and extinct, perform two opposite functions in parallel – the separation of arterial and venous blood flows and at the same time their regulated mixing. To do this, there are special morphological and physiological mechanisms in their hearts. Such a strange functional duality in the work of the reptilian heart aims to regulate the metabolism level by controlling the amount of carbon dioxide entering the blood flow: increasing the amount of CO₂ in the blood flow reduces the metabolic rate, reducing its amount increase metabolism. Mixed blood in reptiles' blood flow is not an immature, primitive state, but a physiological necessity. Moreover, this method of regulating of metabolic rate is most adequate to the initial, ancestral thermoenergetic state in reptiles, because basal terrestrial tetrapods and most ancient reptiles were meso- and even tachymetabolic, i.e. almost or completely warm-blooded, endothermic animals. It was just these endothermic animals that needed such type of metabolism regulation. As a result, all recent reptiles have a complex morphophysiological organization of the heart, which was functionally more suitable for their almost warm-blooded ancestors. Recent reptiles use part of their ancestral properties as an adaptation to new environmental conditions, new environmental requirements, and their new morphophysiological state. This unique organization of the heart is characteristic of all modern and extinct reptiles, and, importantly, it is characteristic exclusively for reptiles due to their original endothermic state.

Keywords: vertebrates, anatomy and functions of the heart, evolution of thermal energy status, the relationship between the morphology and functions of the reptilian heart