



УДК 591.478:597.6/.8:598.1:576.12

REPTILIAN RESPIRATION:

MORPHOLOGICAL EVOLUTION AND ADAPTATION

РЕПТИЛЬНИЙ ТИП ДИХАННЯ: МОРФОЛОГІЧНА ЕВОЛЮЦІЯ ТА АДАПТАЦІЯ

Zapeka I. / Запека І.

Ph.D. in Veterinary Sciences / канд. вет наук

ORCID: 0000-0002-7329-0446

Odesa State Agrarian University

st. Panteleimonovskaya, 13, Odesa, Ukraine, 65012

Одеський державний аграрний університет

вул. Пантелеймонівська, 13, м. Одеса, Україна, 65012

Анотація. У статті висвітлено еволюцію рептильного типу дихання на прикладі підряду *Lacertilia*, зосереджуючись на переході від ротоглоткового до реберно-легеневого типу дихання. Проаналізовано морфологічні зміни в будові ротоглотки, міжщелепного простору та дихальної мускулатури у деяких амфібії (*Pelophylax ridibundus*, *Pseudepidalea viridis*) та ящірок (*Teratoscincus*, *Lacerta agilis*, *Phrynocephalus helioscopus*, *Trapelus sanguinolentus*, *Laudakia caucasia*, *Varanus griseus*). Виявлено поступове ослаблення ротоглоткового дихання та посилення реберної інспірації в еволюційному ряду. Показано динамічну взаємодію між об'ємом легенів, розширенням ротоглотки та активністю дихальної мускулатури. Зроблено висновок про те, що рептилії є ключовим класом для розуміння «метаморфозу» дихальних механізмів, що веде до формування аспіраторного типу дихання, характерного для ссавців.

Ключові слова. Еволюція дихання, ротоглоткове дихання, реберно-легеневе дихання, амфібії, рептилії, дихальна мускулатура, морфологія.

Вступ.

Вивчення еволюції дихальної системи є наріжним каменем у розумінні адаптивних стратегій та філогенетичних зв'язків хребетних, оскільки дихання є однією з фундаментальних життєво важливих функцій. Воно демонструє дивовижну безперервність морфологічних трансформацій, що відбуваються без порушення гомеостазу організму. Усі високоорганізовані тварини характеризуються двома основними типами дихання: зовнішнім, що забезпечується спеціалізованими респіраторними органами, та внутрішнім, що відбувається на клітинному рівні. Це дослідження зосереджується на зовнішньому диханні у рептилій, аналізуючи його морфологічну еволюцію та адаптації.

Сучасні дослідження в галузі еволюційної біології, порівняльної анатомії та фізіології дихання відкривають нові горизонти для глибокого розуміння цих



процесів. Актуальність теми зумовлена не лише фундаментальним науковим інтересом, а й потенційним застосуванням отриманих знань у біоінженерії, розробці біоміметичних систем та розумінні впливу змін навколишнього середовища на фізіологію тварин [16, 20, 25]. Зокрема, дослідження дихальних механізмів рептилій, як ключової ланки в еволюції від водного до повноцінного наземного способу життя, пропонує унікальну перспективу для розшифровки складних адаптивних змін.

Аналіз останніх досліджень і публікацій. Еволюція дихальної моторики наземних хребетних бере свій початок від респіраторних механізмів риб. Ця група тварин демонструє так зване «долегеневе» дихання, де газообмін відбувається переважно через слизову оболонку ротової порожнини та глотки, а також її похідні – зябра [1, 8, 10, 21, 25, 27].

Серед сучасних наземних хребетних цей архаїчний тип дихання, відомий як шкірно-ротоглоткове, значною мірою зберігається лише у безлегеневих саламандр [2, 19].

Амфібії, як перехідна група, значною мірою успадкували ротоглоткове (букальне), осциляторне (коливальне) дихання. Однак, паралельно з розвитком легень, воно поступово заміщується більш ефективним ротоглотково-легеневим диханням [3, 11, 14, 17, 21, 25].

Поза межами класу амфібій, хоча елементи ротоглоткового дихання можуть спостерігатися, домінантним стає реберно-легеневий (аспіраторний) тип дихання, який є характерним для рептилій [21].

Ротоглотково-легеневе дихання все ще присутнє у нижчих рептилій, але його значення поступово зменшується на користь нового, значно ефективнішого та швидшого аспіраторного (всмоктувального) механізму наповнення легень. Цей механізм залучає грудні ребра та міжреберну мускулатуру, що забезпечує активну інспірацію та експірацію [4, 6, 7, 21, 23, 25, 27].

Незважаючи на значний прогрес у вивченні дихальних механізмів амфібій, особливо безхвостих [11, 14, 18, 26], порівняльні дослідження та систематичні описи ротоглотково-легеневого дихання у рептилій, а також його взаємозв'язку



з реберно-легеневим диханням, залишалися недостатньо вивченими. Також слід зазначити, що наявні публікації часто не розкривають у повній мірі динаміку зв'язку між ротоглотковою та реберно-легеневою інспірацією та не вказують на відносну роль ротоглоткового дихання у різних представників плазунів. Це створює прогалину у розумінні поступової заміни одного типу дихання іншим, а морфологічні «метаморфози» дихальної системи наземних хребетних часто представлені схематично. Зокрема, бракує даних щодо конкретних адаптацій мускулатури та кісткових структур, які забезпечують цей перехід, а також взаємозв'язку між розмірами легень та об'ємом ротоглоткового розширення, що є ключовим для розуміння ефективності кожного типу дихання.

Таким чином, мета цього дослідження – провести комплексний морфологічний аналіз еволюції дихальної моторики на прикладі представників класу *Amphibia* та *Reptilia*, з'ясувати динаміку зміни ротоглоткового дихання на реберне, розкрити роль ключових м'язових груп та структурних змін, а також продемонструвати взаємозв'язок між морфологією та функціональністю дихального апарату в контексті адаптації до наземного способу життя.

Матеріали та методи. Дослідження проводились на базі зооанатомічного музею Одеського державного аграрного університету, Одеського зоопарку, в природному середовищі існування (амфібії, ящірка прудка) та в приватних колекціях рептилій та амфібій. Об'єктами дослідження були рептилії (переважно ящірки: *Teratoscincus scincus*, *Varanus griseus*, *Lacerta agilis*, *Phrynocephalus helioscupus*, *Agama sanguinolenta*, *Agama caucasica*) та безхвості амфібії (*Rana ridibunda*, *Bufo viridis*). Було використано візуальне спостереження для оцінки дихальної моторики, фіксуючи ритм та інтенсивність дихальних рухів. Морфологічний аналіз м'язової та дихальної систем проводився на музейних експонатах, включаючи вивчення міжщелепного простору, дихальної мускулатури ротоглотки та грудної клітки (міжщелепні, міжпід'язичні, грудинно-під'язичні, лопатково-під'язичні, підборідно-під'язичні, щелепно-під'язичні, міжреберні, зубчасті, лопатково-реберні м'язи), будови під'язикової



кістки, а також розмірів та розташування легень. Порівняльно-анатомічний метод дозволив встановити еволюційні закономірності дихання.

Усі експерименти проводились із дотриманням принципів Європейської конвенції із захисту хребетних тварин, які використовують в експериментах та інших наукових цілях (18.03.1986 р.), Директиви ЄЕС № 609 (24.11.1986 р.) та Наказів МОЗ України № 690 (23.09.2009), № 944 (14.12.2009 р.), № 616 (03.08.2012 р.).

Результати дослідження. Дослідження дозволили виявити низку ключових морфологічних та функціональних змін у дихальній системі досліджуваних амфібій та рептилій, що свідчать про еволюційний перехід від ротоглоткового (букального) до реберно-легеневого дихання (аспіраційного).

Морфологічні зміни ротоглоткового апарату включа звуження міжщелепного простору та ослаблення поперечних міжщелепних м'язів. У ряду видів від жаби (*Rana temporaria*) до сірого варана (*Varanus griseus*), включно зі сцинковим геконом (*Teratoscincus scincus*), прудкою ящіркою (*Lacerta agilis*), такирною кругоголовкою (*Phrynocephalus helioscopus*) та степовою агамою (*Trapelus sanguinolentus*), спостерігається поступове звуження міжщелепного простору, особливо в передньому (язиковому) відділі. Це також простежується у варанів різних розмірів у процесі постнатального онтогенезу. Паралельно зі звуженням міжщелепного простору відбувається ослаблення поперечних міжщелепних м'язів, що утворюють дно ротової порожнини. Відбувається перерозподіл ролі м'язів дна ротоглотки. У жаби найбільш розвинені м'язи, що піднімають діафрагму рота (міжщелепний м'яз, *m. intermaxillaris*). Грудинно-під'язиковий м'яз (*m. sternohyoideus*), що опускає діафрагму рота, є прямим продовженням прямого м'яза живота (*m. rectus abdominis*). На противагу цьому, у сцинкового гекона міжщелепний м'яз сильно ослаблений і має плівкоподібну товщину, тоді як міжпід'язичний м'яз (*m. interhyalis*) краще розвинений. Лопатково-під'язиковий м'яз (*m. omohyoideus*), що піднімає дно ротової порожнини, також добре розвинений. У прудкої ящірки міжщелепний м'яз тонкий і плавно переходить у міжпід'язичний. Як і у сцинкового гекона,



характерні значно розвинені лопатково-під'язичні м'язи. Грудинно-під'язиковий м'яз розвинений краще, ніж у гекона. У такирної кругоголовки міжщелепний та міжпід'язичний м'язи слабкі, тоді як грудинно-під'язиковий та лопатково-під'язичний м'язи сильно розвинені, займаючи значну частину дна ротової порожнини, що вказує на ослаблення ролі ротової діафрагми на користь глоткового відділу. У степової агами міжщелепний та міжпід'язичний м'язи слабкі, тоді як грудинно- та лопатково-під'язичні м'язи утворюють єдиний потужний м'язовий шар. У кавказької агами (*Trapelus caucasicus*) спостерігається майже повна редукція міжщелепного та міжпід'язичного м'язів, тоді як поздовжні м'язи глоткового відділу добре розвинені. У сірого варана міжщелепний м'яз ще більше ослаблений, перетворюючись на вузькі стрічкоподібні пластинки. Лопатково- та грудинно-під'язичні м'язи представлені добре розвиненими стрічками.

Глоткове розширення у ящірок розташоване дещо позаду щелепного суглоба, в ділянці 1-ї або 2-ї зябрової дуги, тоді як у амфібій – попереду щелепного суглоба, в межах під'язикової дуги. Сцинковий гекокон має широке міжщелепне та ротоглоткове розширення, розташоване як попереду, так і у власне глотковій ділянці. Прудка ящірка має досить велике розширення лише за щелепним суглобом. Сірий варан характеризується винятково великим глотково-стравохідним розширенням.

Морфологія легень та їх взаємозв'язок з ротоглоткою демонструють еволюційні зміни. У сцинкового гекона великі легені сягають 7-го грудного ребра. У прудкої ящірки легені починаються попереду 1-го передгрудинного ребра і закінчуються на рівні 9-го грудопоперекового ребра. У сірого варана легені складні за будовою, великі, сягають краніальним краєм до останнього шийного хребця, а заднім – до 15-го грудопоперекового ребра. Співвідношення розмірів легень та глотково-стравохідного мішка вказує на активну участь ротоглотки в диханні на ранніх етапах еволюції.

Еволюція дихальної моторики, спостережувана на живих об'єктах, показує поступовий перехід. У амфібій (жаба) переважає дифузне шкірне дихання, проте



прогресивне значення має ротоглоткове дихання, представлене ритмічними коливальними (осциляторними) рухами дна ротоглотки. У перехідних форм, таких як сцинковий гекон, коливання дна ротової порожнини схожі на такі у жаби, але поряд з ротоглотковим диханням розвинене інтенсивне грудне дихання. Ротоглоткові рухи ритмічні та постійні, тоді як грудні – менш ритмічні та постійні. Дихання відбувається циклічно: коливання ротоглотки (аспірація) – коротке розширення грудної клітки (інспірація) – стискання (експірація) – знову коливання ротоглотки. У прудкої ящірки реберне дихання більш правильне та інтенсивне, ротоглоткове – менш часте та менш правильне. Кількість ротоглоткових рухів може перевищувати кількість грудних, але глибина коливань значно поступається грудним рухам. Коротконіжка алайська (*Ablepharus alaicus*) характеризується ще більшою інтенсивністю реберного дихання. У такирної кругоголовки спостерігається подальша редукція ротоглоткового дихання; у диханні бере участь не шийний відділ ротоглотки, а дно ротової порожнини. Грудне дихання є більш інтенсивним. Серед рептилій з домінуючим реберним диханням, таких як степова агама, спостерігається остаточне завершення ротоглоткового дихання, переважає виключно реберне дихання. У сірого варана ротоглоткові рухи не мають коливального характеру, нагадуючи ковтальні, і знаходяться у зв'язку з всмоктувальними (аспіраційними) рухами грудної клітки. Вдих і видих можуть відбуватися без участі ротоглотки. Дихання варана може бути аритмічним, з ротоглоткою, що діє як «насос» з тривалими паузами. При збудженні варан дихає переважно за допомогою ротоглотки, яка сильно роздувається. Однак розширення грудної клітки може відбуватися без попереднього розширення ротоглотки, що вказує на виключно реберне, всмоктувальне дихання.

М'язи реберно-легеневого дихання також зазнали еволюційних змін. Лопаткові та лопатково-реберні м'язи демонструють адаптації: лопатково-під'язичний м'яз, що піднімає діафрагму рота, сильно розвинений у ящірок. Група лопатково-реберних м'язів також значно розвинена, що вказує на тісну взаємодію ротоглоткової та грудної респіраторної моторики, особливо виражену



у сірого варана. У варана лопатково-реберна група м'язів представлена потужними віялоподібно розташованими лопатково-тулубними м'язами. Передній, лопатково-шийний відділ дозволяє лопатці значно переміщатися вперед, що підвищує ефективність роботи лопатково-реберних та міжреберних м'язів як інтенсивних інспіраторів. Зубчасті м'язи (*mm. serratoidei*) починаються з 2-го передгрудинного ребра, особливо посилені в ділянці найсильніших ребер та найкращого розвитку легень, що вказує на їхню участь в інспіраторній функції. Міжреберні м'язи (*mm. intercostales externi et interni*) також важливі: зовнішні міжреберні починаються потужно розвиненими, недиференційованими частками. Внутрішні міжреберні різко розділені на дві системи: дорсальну (довгі внутрішні міжреберні, субкостальні) – енергійні експіратори, та вентральну (короткі, власне внутрішні міжреберні, інтеркостальні) – активні інспіратори. Внутрішній косий глибокий (*m. obliquus internus profundus*) та поперечний м'язи живота (*m. transversus abdominis*) також є енергійними видихачами у рептилій. Стосовно активної інспірації та експірації, у ящірок найсильнішого розвитку досягає інспіраторна мускулатура, що свідчить про активніший акт вдиху. У варана експіраторні м'язи також значно розвинені, що вказує на непасивну експірацію. Рух ребер у варана можливий вперед, вгору, назад та вниз, що забезпечує збільшення поперечних розмірів грудної клітки під час дихання.

Обговорення та аналіз результатів. Проведені морфофізіологічні дослідження переконливо демонструють прогресивну еволюцію дихальної системи у наземних хребетних, що характеризується поступовим переходом від ротоглоткового (амфібійного) до реберно-легеневого (рептильного) типу дихання. Цей «метаморфоз» є ключовим адаптивним механізмом, що забезпечує підвищену ефективність газообміну в умовах сухопутного середовища [15, 17, 24].

Виявлене поступове звуження міжщелепного простору та ослаблення поперечних міжщелепних м'язів у ряду амфібії-рептилії прямо корелює зі зниженням ролі ротової діафрагми у нагнітанні повітря в легені. У жаби, з її широким міжщелепним простором та значно розвиненими міжщелепними



м'язами, ротоглоткове дихання є основним механізмом вентиляції легень. Проте у ящірок, особливо у високоорганізованих форм, спостерігається чіткий перерозподіл функцій м'язів дна ротоглотки. Лопатково-під'язиковий м'яз, що забезпечує підняття дна ротової порожнини, значно посилюється, замінюючи ослаблену міжщелепну мускулатуру. Це свідчить про зміну характеру рухів ротоглотки з нагнітального на більш допоміжний або ковтальний [25, 27].

Переміщення глоткового розширення від ділянки під'язикових рогів (у амфібій) до ділянки зябрових рогів (у ящірок), а також формування глотково-стравохідного мішка у варана, вказує на зміну акценту у функції ротоглотки. У сцинкового гекона, як перехідної форми, спостерігається розширення ротоглотки як у передній, так і в глотковій областях, що підтверджує його змішаний тип дихання. Ці результати узгоджуються з висновками Brainerd, E. L. (1999). Крім того, традиційне уявлення про те, що букальне (щічне) насосне дихання було втрачено невдовзі після еволюції аспіраційного дихання, зараз активно спростовується [3].

У більш розвинених ящірок, таких як такирна кругоголовка та степова агама, ротоглоткове дихання редукується або відіграє незначну роль, що підтверджується ослабленням відповідних м'язів.

Інтенсивний розвиток реберно-легеневого дихання у ящірок є найважливішим прогресивним адаптацією. Морфологічно це проявляється у посиленні інспіраторної мускулатури грудної клітки, включаючи міжреберні, зубчасті та лопатково-реберні м'язи. Особливо вражає диференціація цих м'язів у сірого варана, що свідчить про високу ефективність його грудного дихання. Активна експірація, забезпечена також розвиненими м'язами, є ще одним показником високої адаптації до наземного способу життя, де еластичні властивості грудної клітки не завжди достатні для повного видиху [5, 6, 22]. Рухи ребер у варана не обмежуються лише розширенням, а включають також переміщення вперед та дорсально, що забезпечує максимальне збільшення об'єму грудної клітки [9, 12, 13].



Взаємозв'язок між розмірами легень та ротоглоткового розширення є важливим показником динамічної адаптації. У сцинкового гекона, незважаючи на відносно невеликі легені, зберігається значне ротоглоткове розширення, що відображає його перехідний статус. Натомість, у сірого варана з його винятково великими та складно влаштованими легенями, глотково-стравохідне розширення також досягає значних розмірів, що підкреслює його роль як «насоса» для ефективного надходження повітря в легені через довгу трахею. Це може бути пов'язано з екологічними показниками, оскільки багато варанід є напівводними тваринами, а водне життя у тварин, що дихають атмосферним повітрям, призводить до енергійного розвитку вдихальних м'язів.

Спостереження за живими об'єктами повністю підтверджують морфологічні дані. Динаміка дихальної моторики чітко відображає еволюційний шлях: від постійного ротоглоткового ритму у сцинкового гекона до превалювання реберного дихання у такирної кругоголовки та виключно реберного дихання у степової агами. У сірого варана ротоглоткові рухи набувають характеру «ковтальних» і діють у поєднанні з всмоктувальними рухами грудної клітки, що свідчить про високу спеціалізацію дихального апарату. Це дозволяє здійснювати вдих і видих без участі ротоглотки, особливо у збудженому стані, що є важливим показником прогресивної еволюції.

Отже, дослідження демонструють, що еволюція дихального апарату хребетних відображається в еволюції респіраторної моторики, що виконується поперечно-смугастими м'язами. Зміна типів дихання у філогенезі тісно пов'язана з функціонуванням цих структур в онтогенезі тварин. Рептилії є чудовим прикладом класу, що демонструє цей «метаморфоз», закладаючи основу для виникнення чисто всмоктувального (аспіраційного) типу дихання, характерного для ссавців.

Висновки.

Рептилії демонструють еволюційний перехід від водно-наземного до сухопутно-наземного типу дихання. Цей процес включає:



- Ослаблення нагнітального ротоглоткового дихання, успадкованого від амфібій, через звуження міжщелепного простору та розвиток травних функцій ротоглотки.

- Посилення всмоктувальної функції грудної клітки, що стає основним механізмом інспірації.

- Пряму кореляцію між розмірами легень та розвитком ротоглоткового розширення.

Приклади від сцинкового гекона (з перевагою ротоглоткового дихання) до сірого варана (з домінуючим реберно-всмоктувальним диханням) ілюструють цей еволюційний шлях. Еволюція зовнішнього дихання у рептилій спрямована на пріоритет грудного дихання та посилення «дигестивної» функції ротоглотки.

Література:

1. Alsafy, M. A. M., Abd-Elhafeez, H. H., Rashwan, A. M., & et al. (2025). Anatomy, histology, and morphology of fish gills in relation to feeding habits: a comparative review of marine and freshwater species. *BMC Zoology*, 10, 3. <https://doi.org/10.1186/s40850-025-00223-5>

2. Blackburn, D. C., Gray, J. A., & Stanley, E. L. (2024). The only "lungless" frog has a glottis and lungs. *Current Biology*, 34(10), R492–R493. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2024.03.017>

3. Brainerd, E. L. (1999). New perspectives on the evolution of lung ventilation mechanisms in vertebrates. *Evolutionary Biology*, 4, 1–28. <https://doi.org/10.1007/s00898-999-0002-1>

4. Brainerd, E. L. (2025). Gradual evolution of costal aspiration breathing in tetrapods. *The Anatomical Record (Hoboken)*. Ahead of print. <https://doi.org/10.1002/ar.70017>

5. Brainerd, E. L., Moritz, S., & Ritter, D. A. (2016). XROMM analysis of rib kinematics during lung ventilation in the green iguana, *Iguana iguana*. *Journal of Experimental Biology*, 219(3), 404–411. <https://doi.org/10.1242/jeb.127928>



6. Brainerd, E. L., & Owerkowicz, T. (2006). Functional morphology and evolution of aspiration breathing in tetrapods. *Respiratory Physiology & Neurobiology*, 154(1-2), 73–88. <https://doi.org/10.1016/j.resp.2006.06.003>
7. Brocklehurst, R. J., Schachner, E. R., Codd, J. R., & Sellers, W. I. (2020). Respiratory evolution in archosaurs. *Journal of Experimental Biology*, 223(Suppl 1), jeb204217.
8. Burton, D., & Burton, M. (2017). *Essential Fish Biology: Diversity, structure, and function*. Oxford University Press. <https://doi.org/10.1093/oso/9780198785552.001.0001>
9. Capano, J. G., Moritz, S., Cieri, R. L., & Brainerd, E. L. (2019). Rib Motions Don't Completely Hinge on Joint Design: Costal Joint Anatomy and Ventilatory Kinematics in a Teiid Lizard, *Salvator merianae*. *Integrative Organismal Biology*, 1(1), oby004. <https://doi.org/10.1093/iob/oby004>
10. Cartner, S., Eisen, J. S., Farmer, S. F., Guillemin, K. J., Kent, M. L., & Sanders, G. E. (2019). *The Zebrafish in Biomedical Research: Biology, Husbandry, Diseases, and Research Applications*. Academic Press.
11. Chang, L., Chen, Q., Wang, B., & et al. (2024). Single cell RNA analysis uncovers the cell differentiation and functionalization for air breathing of frog lung. *Communications Biology*, 7, 665. <https://doi.org/10.1038/s42003-024-06369-1>
12. Cieri, R. L., Hatch, S. T., Capano, J. G., & Brainerd, E. L. (2020). Locomotor rib kinematics in two species of lizards and a new hypothesis for the evolution of aspiration breathing in amniotes. *Scientific Reports*, 10, 7739. <https://doi.org/10.1038/s41598-020-64140-y>
13. Cieri, R. L., Moritz, S., Capano, J. G., & Brainerd, E. L. (2018). Breathing with floating ribs: XROMM analysis of lung ventilation in savannah monitor lizards. *Journal of Experimental Biology*, 221(Pt 22), jeb189449. <https://doi.org/10.1242/jeb.189449>
14. Guangming, G., Zhe, Y., Mei, Z., Chenchen, Z., Jiawei, D., & Dongyu, Z. (2020). Comparative Morphology of the Lungs and Skin of two Anura, Pelophylax



nigromaculatus and Bufo gargarizans. *Scientific Reports*, 10(1), 11420. <https://doi.org/10.1038/s41598-020-65746-y>

15. Hsia, C. C., Schmitz, A., Lambertz, M., Perry, S. F., & Maina, J. N. (2013). Evolution of air breathing: oxygen homeostasis and the transitions from water to land and sky. *Comprehensive Physiology*, 3(2), 849–915. <https://doi.org/10.1002/cphy.c120003>

16. Hwang, J., Jeong, Y., Park, J. M., Lee, K. H., Hong, J. W., & Choi, J. (2015). Biomimetics: forecasting the future of science, engineering, and medicine. *International Journal of Nanomedicine*, 10, 5701–5713. <https://doi.org/10.2147/IJN.S83642>

17. Jenkin, S. E., & Milsom, W. K. (2014). Expiration: breathing's other face. In *Progress in Brain Research* (Vol. 212, pp. 131–147). Elsevier. <https://doi.org/10.1016/B978-0-444-63488-7.00008-2>

18. JØRGENSEN, C. B. (2000). Amphibian respiration and olfaction and their relationships: from Robert Townson (1794) to the present. *Biological Reviews*, 75(3), 297–345. <https://doi.org/10.1017/S0006323100005491>

19. Lewis, Z. R., et al. (2022). Developmental basis of evolutionary lung loss in plethodontid salamanders. *Science Advances*, 8, eabo6108. <https://doi.org/10.1126/sciadv.abo6108>

20. Liang, C., Marghoub, A., Kever, L., Bertazzo, S., Abzhanov, A., Vickaryous, M., Herrel, A., Evans, S. E., & Moazen, M. (2021). Lizard osteoderms - Morphological characterisation, biomimetic design and manufacturing based on three species. *Bioinspiration & Biomimetics*, 16(6). <https://doi.org/10.1088/1748-319/ac26d0>

21. Milsom, W. K., Gilmour, K. M., Perry, S., Gargaglioni, L. H., Hedrick, M. S., Kinkead, R., & Wang, T. (2022). Control of Breathing in Ectothermic Vertebrates. *Comprehensive Physiology*, 12(4), 3869–3988. <https://doi.org/10.1002/cphy.c210041>

22. Moritz, S., & Schilling, N. (2013). Fiber-type composition in the perivertebral musculature of lizards: Implications for the evolution of the diapsid trunk muscles. *Journal of Morphology*, 274(3), 294–306. <https://doi.org/10.1002/jmor.20091>



23. O'Malley, B. (n.d.). *Clinical Anatomy and Physiology of Exotic Species: Structure and function of mammals, birds, reptiles and amphibians*. Saunders.
24. Roux, E. (2002). Origine et évolution de l'appareil respiratoire aérien des Vertébrés [Origin and evolution of the respiratory tract in vertebrates]. *Revue des Maladies Respiratoires*, 19(5 Pt 1), 601–615.
25. Sebastiani, A. M., & Fishbeck, D. W. (2015). *Comparative Anatomy: Manual of Vertebrate Dissection*. Morton Publishing Company.
26. Skin Breathing in Amphibians. (2007). In *Physiology of Amphibians* (pp. 165–182). Cambridge University Press. <https://doi.org/10.1017/CBO9780511546198.010>
27. Taylor, E. W., Leite, C. A., McKenzie, D. J., & Wang, T. (2010). Control of respiration in fish, amphibians and reptiles. *Brazilian Journal of Medical and Biological Research*, 43(5), 409–424. <https://doi.org/10.1590/s0100-879x2010007500025>

Abstract. This article explores the evolution of reptilian respiration, using the suborder Lacertilia (lizards) as an example. It focuses on the transition from buccopharyngeal respiration to costo-pulmonary respiration. We analyzed morphological changes in the structure of the oropharynx, intermandibular space, and respiratory musculature in certain amphibians (*Pelophylax ridibundus*, *Pseudepidalea viridis*) and lizards (*Teratoscincus*, *Lacerta agilis*, *Phrynocephalus helioscopus*, *Trapelus sanguinolentus*, *Laudakia caucasia*, *Varanus griseus*). Our findings reveal a gradual weakening of buccopharyngeal respiration and a strengthening of costal inspiration along the evolutionary lineage. The study demonstrates the dynamic interaction between lung volume, oropharyngeal expansion, and the activity of the respiratory musculature. We conclude that reptiles are a crucial class for understanding the "metamorphosis" of respiratory mechanisms, which ultimately led to the formation of the aspiratory type of breathing characteristic of mammals.

Keywords: Evolution of respiration, buccopharyngeal respiration, costo-pulmonary respiration, amphibians, reptiles, respiratory musculature, morphophysiology.

Стаття надіслана: 24.07.2025

© Запека І.Є.