

# Navorsings- en oorsigartikels

## Die reptielhart as oorgangstadium: 'n kort oorsig

M.H.C. Visser

Departement Soölogie, Universiteit van Stellenbosch, Stellenbosch, 7600

Ontvang 3 November 1994; aanvaar 10 Januarie 1995

### UITTREKSEL

*Die evolusionêre implikasies van die anatomie en funksie van lepidosauriër- en archosauriër-tipe harte word bespreek. In die lig van die kladistiese werkswyse is die aanvaarding dat 'n lepidosauriër-tipe hart, as sulks, oorsprong kon gegee het aan 'n archosauriër-tipe hart, te bevraagteken. Die interventrikulêre septum, regter atrioventrikulêre kleppe en geleidingsstelsel van die hart van krokodille, voëls en soogdiere word uitgewys as gebiede waar homologieë nog onduidelik is. Die ontwikkeling van die hart en aortaboë by "reptiele", voëls en soogdiere word op 'n kladogram voorgestel wat ooreenstem met een gebaseer op fossielgewens asook sagte anatomiese karakters.*

### ABSTRACT

#### *The reptile heart as transitional stage: A brief review*

*The anatomical and functional significance for evolution of a lepidosaurian- and archosaurian-type of heart are discussed. In the light of cladistics the acceptance of a lepidosaurian-type of heart, as such, as ancestral to an archosaurian type, is questioned. The interventricular septum, right atrioventricular valves and conducting system of the heart of crocodilians, birds and mammals are pointed out as areas where homologies are uncertain. The evolutionary development of the heart and aortic arches of reptiles, birds and mammals is summarised in a cladogram corresponding with one based on characters derived from fossils as well as data derived from soft anatomical characters.*

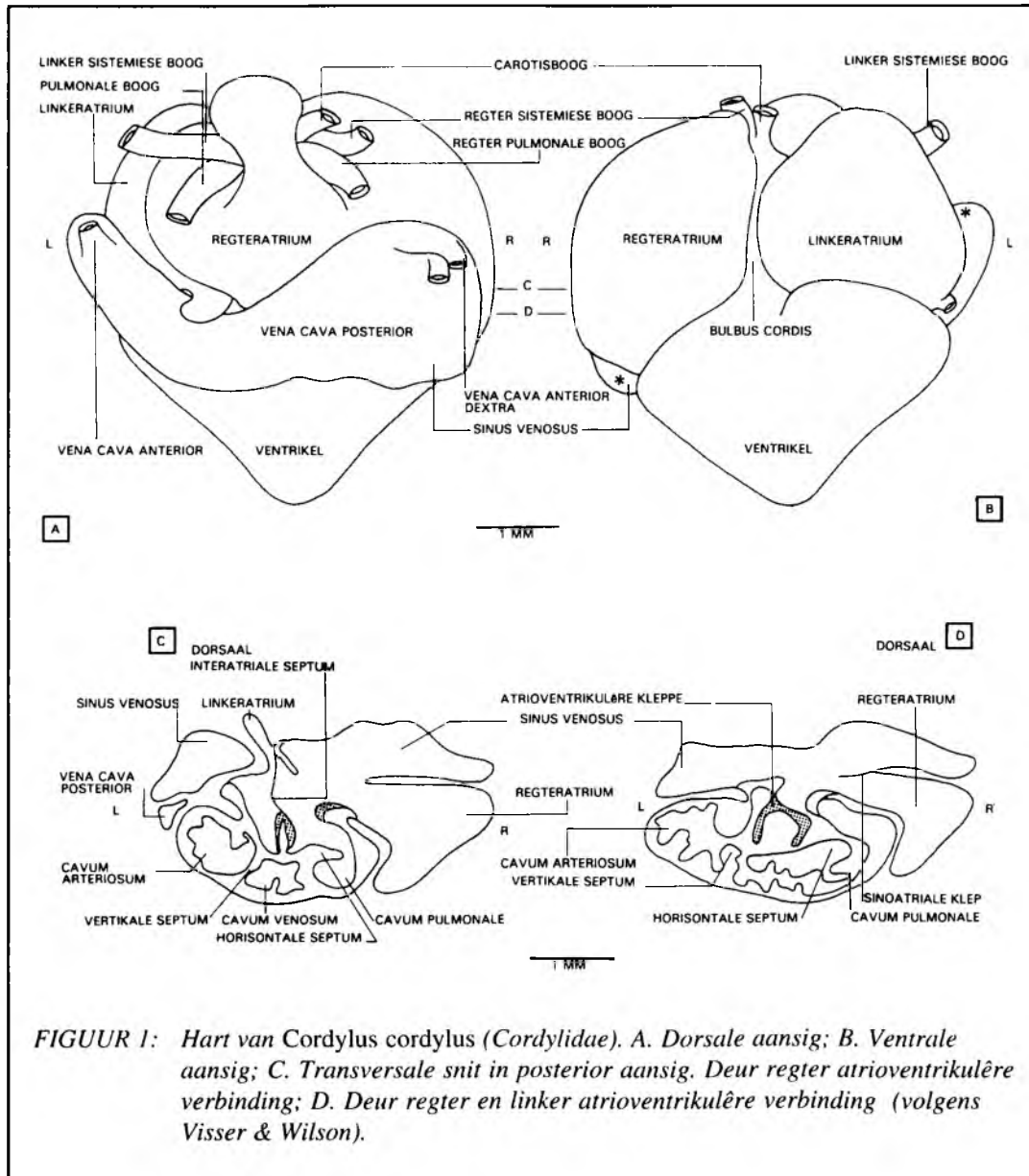
### INLEIDING

Die beskouing dat die harttipe van lewende reptiele 'n morfologiese en funksionele oorgangstoestand tussen die onvolledig geskeide hart van amfibieërs en die volledig geskeide hart van homeotermes voëls en soogdiere voorstel, kan nie sonder meer as geldig aanvaar word nie.<sup>1,2,3</sup> Die uitgangspunt andersyds<sup>4,5</sup> dat die soogdierhart en aortaboë uit 'n voorreptieltoestand sou ontwikkel het, word ook nie ondersteun nie.<sup>6</sup> Soos deur Holmes (1975)<sup>6</sup> geïmpliseer, sou die hart van vroeë reptielagtiges (Karboon-Periode?) waarskynlik as 'n beter model kon dien om die ontstaan van die soogdierhart te verklaar. Dat die hart van sommige lewende reptiele, byvoorbeeld die Crocodylia (Archosauria) en hul verwante, die voëls (Aves), net soos dié van soogdiere (Mammalia), egter volledig geskeide linker- en regteratria en ventrikels vertoon, is moontlik 'n beklemtoning van die progressiewe seleksie vir skeiding tussen 'n laedruk- en hoëdruk-komponent van die hart van werweldiere. Maar dat die feitlik eenderse morfologiese toestand van die voëlhart en soogdierhart, evolusionêr gesproke die gevolg van dieselfde filogenetiese seleksiedruk sou wees, soos beweer deur Gardiner (1982),<sup>7</sup> word deur Gauthier et al.(1988)<sup>8</sup> onder andere, bevraagteken.

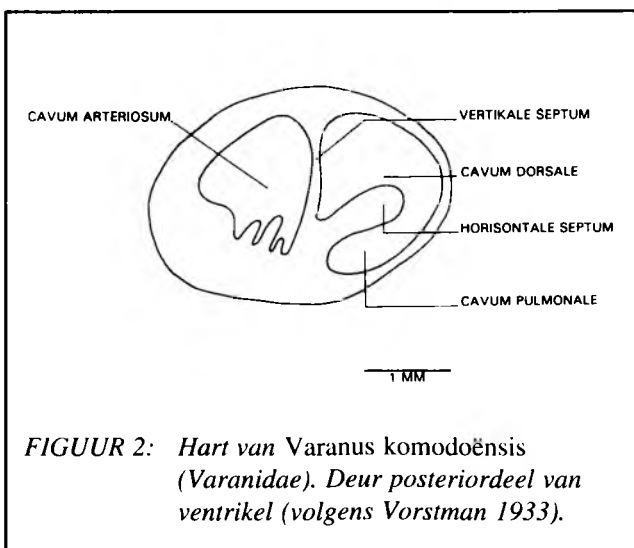
Om verklarings te probeer vind vir die evolusionêre

ontwikkeling van hoëwerkverrigting-harte van voëls en soogdiere, deur embriologiese en morfologiese gegewens, funksionele modelle, of die moontlike seleksievoordele in verskillende filogenetiese lyne wat na voëls en soogdiere lei, te analiseer, berus uiteraard in die eerste plek by lewende reptiele, aangesien die fossiele van reptiele, voëls en soogdiere natuurlik nie 'n méér direkte bydrae kan lewer nie as omstandigheidsgetuieis ten opsigte van lewenswyse en moontlike gedrag.<sup>9,10,11</sup> 'n Funksioneel morfologiese perspektief van die hart van lewende reptiele sou hiervoor 'n voorvereiste wees.

Daar kan aanvaar word dat die morfologie en fisiologie van die harttipes van lewende Lepidosauria en Archosauria die gevolg is van evolusionêre seleksie as aanpassings by spesifieke lewensomstandighede en gedragspatrone, wat deur dié harttipe geakkommodeer kan word (apomorfe kenmerke).<sup>2,3</sup> Nogtans vertoon die lepidosauriër-harttipe volgens Webb (1979),<sup>12</sup> primitiewe kenmerke (plesiomorfe kenmerke) wat die moontlikheid laat dat die archosauriër-tipe en Aves-tipe hart, daaruit kon ontwikkel het. Holmes (1975)<sup>6</sup> argumenteer selfs vir die ontstaan van die Mammalia-tipe hart uit 'n Lepidosauria-tipe hart. Ontledings van hierdie geleidelike ontwikkelings soos aangebied deur Holmes (1975)<sup>6</sup> en Webb (1979)<sup>12</sup> kan as tentatief beskou word en nie verklarend vir die hart as 'n funksionele



FIGUUR 1: Hart van *Cordylus cordylus* (*Cordylidae*). A. Dorsale aansig; B. Ventrale aansig; C. Transversale snit in posterior aansig. Deur regter atrioventrikulêre verbinding; D. Deur regter en linker atrioventrikulêre verbinding (volgens Visser & Wilson).



FIGUUR 2: Hart van *Varanus komodoensis* (*Varanidae*). Deur posteriordeel van ventrikel (volgens Vorstman 1933).

**'N ANATOMIESE MODEL VAN DIE LEPIDOSAURIËR- EN ARCHOSAURIËRHART**

**Die algemene Lepidosauria-tipe hart (figuur 1-3)**

'n Sinus venosus, van variërende grootte, 'n regteratrium wat groter en breër is as die linkeratrium, en 'n koniese ventrikel van ongeveer dieselfde breedte en lengte, is aanwesig by die meeste Lepidosauria (*Rhynchocephalia* (tuatara) en *Lacertilia* (akkedis)). By die meer aktiewe vorme soos die *Varanidae* (likkewane) en *Serpentes* (slange) is die hart verleng.<sup>12</sup>

Die inwendige struktuur van die ventrikel is die aanknopingspunt tot 'n reeks morfologiese en funksionele interpretasies.<sup>2,3,6,12,13,14,15,16,17</sup> Die mees verteenwoordigende struktuur, die horisontale septum (figuur 1-3) baken die *cavum pulmonale* regs ventraal af; die meer variërende, in terme van aanwesigheid, grootte en ligging, is die vertikale septum wat die *cavum arteriosum*, links en soms voor die atrioventrikulêre openinge geleë gebied in die ventrikel, van die mediaalgeleë *cavum venosum* kan afskei (figure 2,3). Die *cavum dorsale* maak vrye vloei van bloed

eenheid, in konteks met die evolusionêre status van die longe en 'n gekoördineerde, ritmiese asemhalingspatroon. Hierdie sienings<sup>6,12</sup> en die grondslae waarop dit berus, behoort in oënskou geneem te word.

tussen hierdie cava moontlik gedurende ventrikulêre sistole. 'n Belangrike anatomiese struktuur is die bindweefselige, of soms veselkraakbenige aortopulmonale septum, wat ingelyf word as 'n dorsale komponent in dié gedeelte van die horisontale septum wat in die bulbus cordis geleë is (figuur 1).

Die verbinding tussen die atria en ventrikel is deur middel van die atrioventrikulêre kanaal of tregter. Laasgenoemde word in die middellyn verdeel deur die interatriale septum, wat ook die koepelvormige atrioventrikulêre kleppe vorm wat van dorsaal in die cavum dorsale van die ventrikel instrek (figuur 1C). Met atriale sistole en ventrikulêre diastole sal die regter en linker atrioventrikulêre klep onderskeidelik die cavum dorsale op so 'n wyse blokkeer dat bloed uit die regteratrium na die cavum pulmonale en cavum venosum, en bloed uit die linkeratrium na die cavum arteriosum, gekanaliseer word.<sup>18,20</sup>

Die enkele ventrikel versprei met sistole bloed na die parallel ten opsigte van mekaar, en heeltemal regs in die cavum dorsale geleë openinge van die sistemiese boë en opening van die pulmonale boog in die cavum pulmonale (figure 1,3). Met die links na regs verskuiwing van die bloed in die ventrikel, sou dieselfde bloeddruk teoreties moontlik wees in die pulmonale en sistemiese sirkulasies gedurende ventrikulêre sistole. Kenmerkend van Lepidosauria eger is die vermoë om die verspreiding en

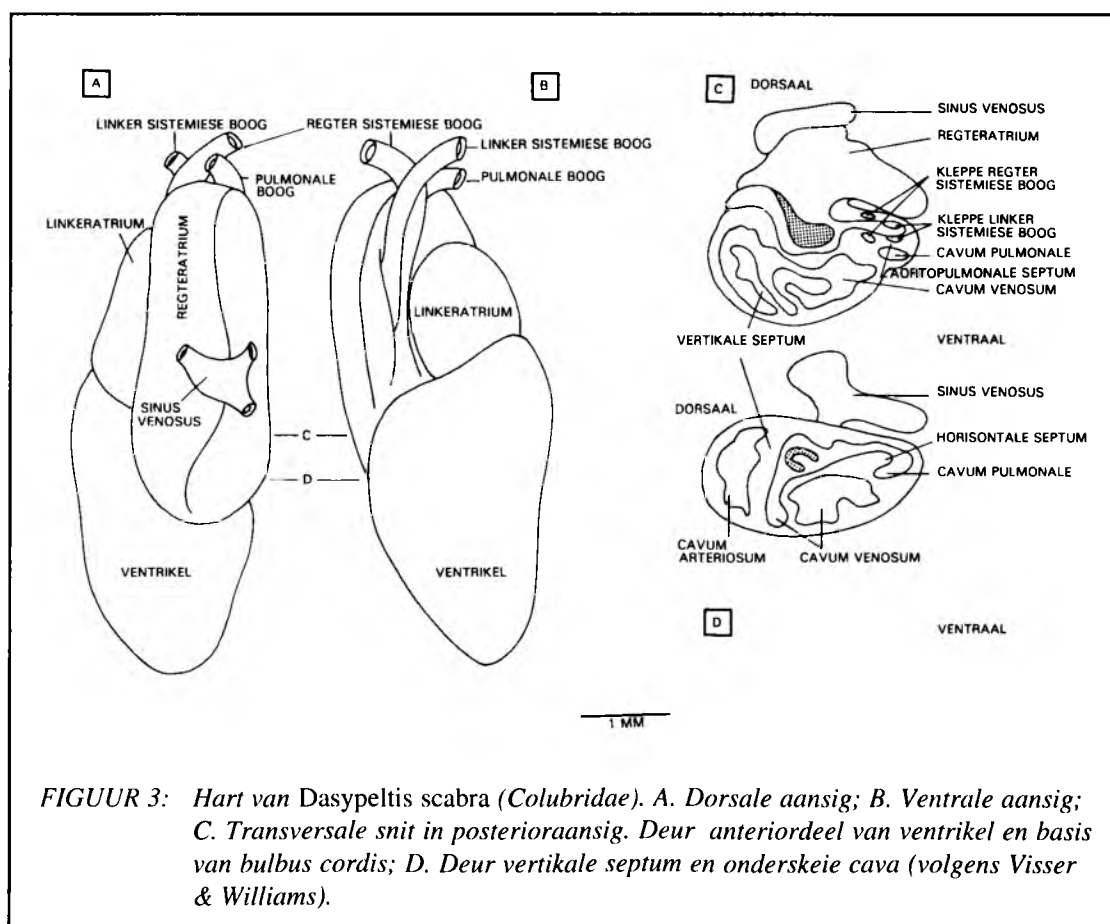
kardiale uitset te reguleer tussen die regtersistemiese, linkersistemiese en die pulmonale sisteme.<sup>2,3,6,19</sup>

### Evolusionêre, anatomiese en funksionele implikasies van die Lepidosauria-tipe hart

Die beskrywings en analyses van die hart van Rhynchocephalia, Lacertilia en Serpentes was aanvanklik gemik op:

i) die beskrywing van dié tipe hart as 'n morfologiese oorgangstoestand na die krokodil- en voëltipe hart asook die soogdiertipe hart. Gevolglik was die strewe na die identifisering van 'n struktuur in die Lepidosauria-tipe hart wat homoloog sou wees met 'n interventrikulêre septum van 'n volledig geskeide hart soos dié van Crocodylia, as verteenwoordigend van die Archosauria, en uiteindelik ook dié van Aves en Mammalia,<sup>6,12,15,20,21,22</sup> en ook om die cava wat in die ventrikel voorkom in verband te bring met die regter-/linker ventrikels van krokodille. Hierdie benadering, en die benamings dorsale ventrikel (= cavum arteriosum + cavum venosum + cavum dorsale) en ventrale ventrikel (= cavum pulmonale), het interpretasieprobleme veroorsaak;<sup>13,23</sup>

ii) die ontwikkeling van 'n morfologiese en moontlik evolusionêre reeks van harttipes in die Lepidosauria. Van die harte van Rhynchocephalia,<sup>15</sup> Lacertilia,<sup>24</sup> en in besonder van dié van Varanidae,<sup>12,13,21,22,23</sup> is morfologiese beskrywings gedoen met die oog op die verklaring vir die ontstaan



FIGUUR 3: Hart van *Dasypeltis scabra* (Colubridae). A. Dorsale aansig; B. Ventrale aansig; C. Transversale snit in posteriorsig. Deur anteriordeel van ventrikel en basis van bulbus cordis; D. Deur vertikale septum en onderskeie cava (volgens Visser & Williams).

van 'n hoëwerkverrigting-hart soos by slange, waar selfs moontlike anatomiese skeiding van O<sub>2</sub>- en CO<sub>2</sub>- bloed in die ventrikel plaasvind.<sup>12</sup>

Vir enige moontlike nuwe benadering, of selfs om albei die bogenoemde doelstellings te evalueer, sou dit nodig wees om die plesiomorfe eienskappe van die Lepidosauria-hart te identifiseer. Volgens talle beskrywings sedert Greil (1903)<sup>25</sup> is dit duidelik dat 'n aantal ventrale trabekulae in die ventrikel gekonsolideer het en, as gevolg van 'n versmelting met die aortopulmonale septum, die sogenaamde horisontale septum ("primêre septum")<sup>20,15</sup> gevorm het. Die aanwesigheid van die horisontale septum, as 'n primitiewe kenmerk by Lepidosauria, is gevolglik gekoppel aan die evolusionêre inkorporering van die bulbus cordis, die verspreidings- en reguleringskomponent van die hartsisteem, in die ventrikel.<sup>6</sup> Die vertikale septum ("sekondêre septum"),<sup>6,12,20,26</sup> meer wisselvallig in aanwesigheid, ligging en grootte, sou sekondêr ontstaan het. Na aanleiding van die variërende toestande in *Cordylus cordylus*<sup>27</sup> (figuur 1), verskeie *Varanus* spp.,<sup>21,23,25</sup> (figuur 2) en slange soos *Python reticulatus* en *Boa constrictor*,<sup>13</sup> *Python molurus*,<sup>5</sup> *Dasyptis scabra* (figuur 3), is die vraag of die vertikale septum sekondêr ontstaan het en of dit wel by alle Lepidosauria homolog is.

Burggren (1987)<sup>2</sup> se bevraagtekening van die beskouing dat die intraventrikulêre bloedverskuiwingsmeganismes ("shunting") te wyte sou wees aan die onvoldoende anatomiese skeiding in die ventrikel tussen geoksigeneerde en gedeoksigeneerde bloed, bring 'n nuwe perspektief na vore. Indien die bogenoemde morfologiese en funksionele kenmerke van die Lepidosauria-tipe hart die gevolg sou wees van spesifieke seleksie, wat was die seleksiedruk en die fisiologiese implikasies? Waarom sou hierdie tipe hart en die metaboliese aspekte wat daarmee saamgaan, dus ook wat ander orgaansisteme betref, van belang wees vir die Lepidosauria-toestand?

Die vergelykend fisiologiese analyses deur Burggren<sup>2,3</sup> en medewerkers, gee aanleiding tot 'n wye reeks bevindings en vrae. Die studies dui, ten eerste, op uiteenlopende(!) interspesifieke variasies in hartstruktuur en -funksie. In die grootste diere van die Lepidosauria-groep, die Varanidae byvoorbeeld, is die vertikale septum posterior in die middellyn van die ventrikel geleë sodat bloedvermenging meer anterior in die ventrikel plaasvind. Die cavum venosum is gevolglik verklein. Die ventrikelwand van die cavum arteriosum is verdik ten opsigte van dié van die cavum pulmonale<sup>12,21,23</sup> (figuur 2). Ten spyte van 'n mate van bloedvermenging wat kan plaasvind in die ventrikel, soos by ander Lepidosauria, word die regsgeleë cavum pulmonale gedurende ventrikulêre sistole funksioneel geïsoleer van die res van die ventrikel wat in verband staan met sistemiese sirkulasie. In die raamwerk van die algemene Lepidosauria-tipehart-organisasie dus, is hier feitlik 'n dubbelpomphart in werking.<sup>27</sup>

By die meer algemene Lepidosauria-tipes daarenteen,<sup>2</sup> is die hart, ten spyte van die spesifieke ventrikelstruktuur, in staat tot verfynde regulering en verspreiding van bloed tussen pulmonale en sistemiese sirkulasies onder spesifieke omstandighede. Gepaard hiermee is effektiewe koördinerende van long perfusie en longventilasie tog soms moontlik, ten spyte van die aritmiese asemhaling wat kenmerkend is van

dié diere.

Burggren (1987)<sup>2</sup> formuleer vyf hipoteses om die moontlike seleksiewaarde van die ventrikulêre anatomie, en dus die gepaardgaande interventrikulêre bloedverskuiwings, te verklaar. Wat hoofsaaklik hier ter sprake is, is die opweeg van fisiologiese voordele teen enige fisiologiese nadele. Van die gesigspunte wat uitgelig word is:

- die moontlike betekenis van die uitkakeling van longperfusie **gedurende apnea** (die regs na links verskuiwing van bloed in die ventrikel). Meganismes wat longbloedtoevoer gedurende apnea beperk, sou waarskynlik kon ontwikkel het om plasmafiltrasie in die long te verminder. Gedurende die "normale" links na regs verskuiwing van bloed in die ventrikel, wat sou gepaardgaan met 'n fase van longventilasie, is die netto plasmafiltrasie 10-20 maal dié van die soogdierlong.<sup>2</sup> Beperking dus op longbloedtoevoer gedurende apnea het tot gevolg dat die respiratoriese membraan relatief droog bly in voorbereiding op die volgende periode van longventilasie en gepaardgaande hoë bloedtoevoer;

- die moontlike betekenis van die "normale" links na regs verskuiwing van bloed in die ventrikel **gedurende** die periode van **longventilasie**. Die "normale" links na regs verskuiwing van die bloed, wat 'n uitvloei is van die onverdeelde ventrikel en die regsgeleë bulbus cordis (met die ostia van twee onafhanklike sistemiese boë en die pulmonêre boog), het nie 'n spesifieke voordeel of nadeel sover dit O<sub>2</sub>-transport betref nie. Maar, volgens Burggren (1987),<sup>2</sup> sou die herhaalde hersirkulasie van pulmonale veneuse bloed lei tot 'n aaneenlopende proses van uit-skeiding van CO<sub>2</sub> solank as die PCO<sub>2</sub>-gradiënt in die longe dit moontlik maak. Hierdie proses sou waarskynlik gesien kon word as 'n kardiovaskulêre aanpassing by die aritmiese asemhalingspatroon van Lepidosauria, alhoewel krokodille, waar die links na regs verskuiwing van bloed in die ventrikel self nie moontlik is nie omdat 'n interventrikulêre septum voorkom, CO<sub>2</sub> heel doeltreffend uitskei;

- die moontlike betekenis van die regs na links verskuiwing van bloed in die ventrikel ten opsigte van termoregulering. Die intrakardiale regulering van bloed weg van die longsirkulasie (regs na links verskuiwing) na die sistemiese sirkulasie en dus uiteindelik na veral die liggaamswand, kan 'n rol speel om die sentrale liggaamstemperatuur vinnig en effektief te verhoog gedurende periodes van direkte blootstelling aan die son.<sup>2</sup> Volgens Tucker (1966)<sup>30</sup> sou uitkakeling van hitteverlies deur die longe, deur bloed hoofsaaklik na die sistemiese sirkulasie te kanaliseer, lei tot vinniger sentrale verwarming.

Die fisiologiese eksperimente van Burggren (1987,1988)<sup>2,3</sup> en andere (sien literatuurlys van laasgenoemde outeur), is nie oortuigend in die mate dat dit uitsluitel gee oor die moontlike seleksiewaarde van 'n Lepidosauria-tipe hart nie, behalwe in die geval van die Varanidae waar seleksie verloop het in die rigting van groter drukverskille tussen die linker- en regterkant van die ventrikel. Indien dit geredeneer sou word dat by Serpentes, as 'n monofiletiese groep, 'n relatief meer gevorderde, hoë-drukhartsisteem as dié van Varanidae deur seleksie ontwikkel

het,<sup>12</sup> moes alle slange 'n meer gesofistikeerde skeiding tussen hoëdruk geoksigineerde bloed en relatief laedruk gedeoksigineerde bloed gehad het. By slange is twee kenmerke waargeneem:

- Slange het 'n verlengde hart (figuur 3A-B) wat, volgens Starling se beginsel, voldoen aan aspekte van verhoogde bloeddruk (18-74 mm Hg)<sup>29</sup> en,

- by sommige slange is die vertikale septum relatief sterk ontwikkel (figuur 3D) hoewel dit op verskillende plekke, relatief tot die horisontale septum, in die ventrikel aangetref kan word by verskillende slange.<sup>5,13,17,23</sup> Hierdie kenmerke van die vertikale septum kan as aanpassings aan spesifieke lewenswyses beskou word en dus konvergensies verteenwoordig wat nie noodwendig die filogenetiese ontwikkeling van die hart van slange weerspieël nie.<sup>30</sup>

In *Dasyptis scabra* (figuur 3) besit die vertikale septum 'n horisontale komponent anterior in die ventrikel sodat die cavum arteriosum nie slegs links in die ventrikel voorkom nie, maar ook anterior van die cavum dorsale. Hierdie variasies van die vertikale septum kan moontlik 'n invloed hê op die verspreiding van geoksigineerde bloed tydens ventrikulêre sistole. Verder kom by *Serpentes*, in teenstelling met *Rhynchocephalia* en *Lacertilia*, 'n interaortaspleet voor aan die basis van die twee aortaboë.<sup>31</sup> Hierdie opening, wat nie ingesluit word deur die aortakleppe nie, en dus nie gereguleer word deur dié kleppe soos in krokodille nie, maak teoreties onbeperkte bloedverskuiwings moontlik tussen die twee aortaboë na gelang van die heersende bloeddruk in 'n spesifieke aortaboog. Die betekenis hiervan, in terme van Burggren (1987)<sup>2</sup> se hipoteses is nog nie geëvalueer nie.

### Die algemene Archosauria-tipe hart

Volgens beskrywings van *Crocodylus porosus*, *C. johnstoni*, *C. novaeguineae*, *Alligator mississippiensis* en *Caiman crocodylus*,<sup>12</sup> *C. palustris* en *C. porosus*<sup>32,33</sup> en *C. niloticus* (figuur 4A-B) en *C. madagascariensis*<sup>34</sup> (figuur 4C-E) is die belangrikste kenmerk van dié hart ongetwyfeld die volledig geskeide ventrikels. Die spieragtige gedeelte van die interventrikulêre septum, wat van posterior na anterior in die ventrikel strek (figuur 4E), en die dorsale vliesagtige gedeelte wat anterior in die ventrikel deel van die interventrikulêre septum uitmaak (figuur 4D), is versmelt met die **interatriale septum** wat as deel van die aanvanklike atrioventrikulêre tregter anterior en dorsaal in die ventrikel geleë is.<sup>12</sup> Volgens Hochstetter (1906)<sup>34</sup> is die vliesagtige deel van endokardiale oorsprong en is dit versmelt met die regter atrioventrikulêre klep. Dié klep, sowel as die linker atrioventrikulêre klep, is op dié vlak deur die hart, deel van die versmelte endokardiaalkussings wat teenaan die interatriale septum geleë is (figuur 4D). Kenmerkend is die relatief klein volume van die linkerventrikel. Dit is na die anteriorkant van die hart geleë en strek nie posterior tot by die apeks van die hart nie. Anatomies is dit dorsaal van die spieragtige gedeelte van die interventrikulêre septum geleë. Die spieragtige gedeelte strek van die linkerwand tot op die sagitaalgeleë vliesagtige deel van die interventrikulêre septum. Die betreklik groot regterventrikel word deur die aortapulmonale septum gedeeltelik verdeel sodat die pulmonale boog links ventraal en linker sistemiese boog

ventraal daaruit ontstaan (figuur 4D).

'n Verdere besondere kenmerk van *Crocodylia* is dat die foramen van Panizza of verbindingsoening tussen die linker en regter sistemiese aortaboë ingesluit word deur die sakvormige kleppe van beide boë. Beperkte bloedwisseling is dus moontlik tussen die regter sistemiese boog na die linker sistemiese boog onder bepaalde toestande. Hierdie verbinding, en dié wat by *Serpentes* aangetref word,<sup>31</sup> is morfologies nie identies nie, en dui, in die lig van ander filogenetiese gegewens, noodwendig op konvergente evolusionêre ontwikkeling.

### Funksionele implikasies van die Archosauria-tipe hart

Die volledige interventrikulêre septum van die krokodille, veral die evolusionêre ontstaan daarvan, was die onderwerp van verskeie besprekings.<sup>6,12,14,15,24,35</sup> Die evolusionêre seleksiedruk vir die anatomiese skeiding van die ostia van die twee sistemiese aortaboë deur die interventrikulêre septum, sodat die linker sistemiese boog saam met die pulmonale boog uit die regterventrikel, en regter sistemiese boog uit die linkerventrikel ontspring,<sup>4,5,6</sup> gee aanleiding tot twee feitlik geskeide sirkulasiesisteme. Ten spyte van volledig geskeide ventrikels kom 'n links na regs verskuiwing van O<sub>2</sub>-bloed uit die linkerventrikel, deur middel van die regter sistemiese boog na die linker sistemiese boog, tog voor deur die foramen van Panizza. Selfs die regs na links verskuiwing, wat slegs die uitkakeling van longperfusie en verspreiding van hipoksiese bloed met die linkeraortaboog na die liggaam beteken, kom onder spesifieke omstandighede, nl. gedurende die verlengde duikproses, voor.<sup>1,18,36,37</sup>

Volgens Burggren,<sup>2,3</sup> sou dieselfde redes vir bloedverskuiwings by *Crocodylia* geld as wat bo gemeld is vir *Lepidosauria*, behalwe dat volgens Grigg<sup>37</sup> die plasmafiltrasie argument nie oortuigend is vir krokodille nie aangesien die pulmonale arteriële druk relatief laag is, feitlik soortgelyk aan die van soogdiere. 'n Meer geldige rede volgens Burggren<sup>2</sup> en Grigg<sup>37</sup> is dat, hoewel 'n volledig verdeelde ventrikel met 'n hoëdruk sistemiese sirkulasie en 'n laedruk pulmonale sirkulasie voorkom, die interaortaboë verskuiwingsmeganismes (in teenstelling met die intrakardiale verskuiwingsmeganismes van *Lepidosauria*!) pulmonêre perfusie ten opsigte van O<sub>2</sub>-behoefes en CO<sub>2</sub>-uitskeiding sodanig reguleer, dat dit die optimale gebruik van die longe as O<sub>2</sub>-stoorplek verseker, veral gedurende kort (aerobiese!) duiksessies.

### DIE LEPIDOSAURIA NA ARCHOSAURIA-HART-ONTWIKKELING

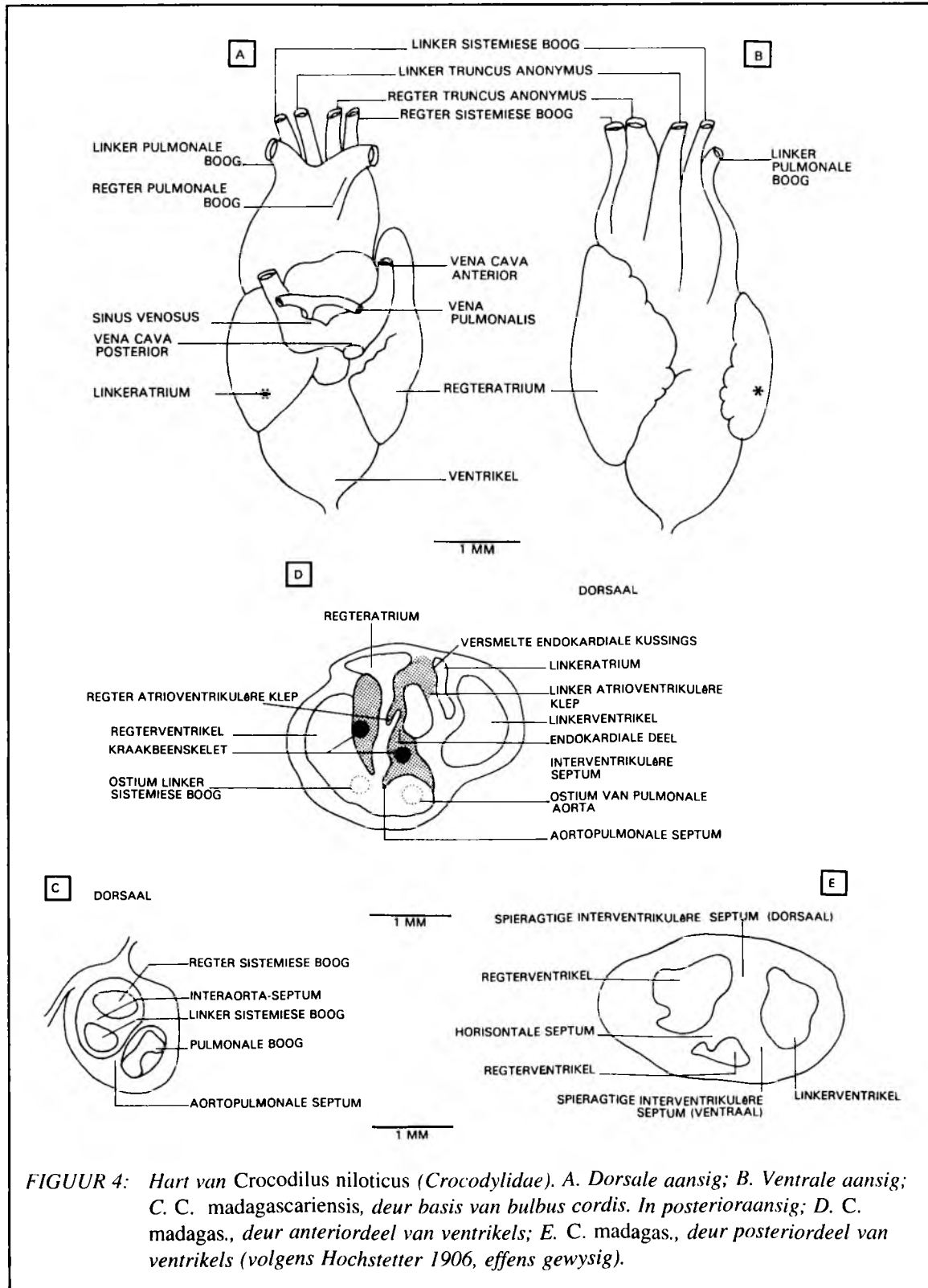
Met die aanvaarding van *Eosuchia* as stamgroep van *Rhynchocephalia*, *Squamata* en die *Thecodontia* en gevolglik latere *Crocodylia* en *Aves*, onder andere, word sonder meer aangeneem dat die algemene lepidosauriër-tipe hart soos bo beskryf, ook by hierdie stamgroep aanwesig was.<sup>6</sup> In die bespiegeling oor die interventrikulêre septum van *Archosauria* word ook, sonder meer, verwys na die moontlike ontstaan daarvan uit die vertikale septum,<sup>12,30</sup> horisontale septum<sup>6,14,24</sup> of 'n samevoeging van beide septa.<sup>13,15,35</sup>

Hoewel Benninghoff,<sup>24</sup> die homologie van die horisontale septum van *Lepidosauria* met die spieragtige gedeelte van

die interventrikulêre septum van *Crocodylia* as 'n gegewe beskou, is dit duidelik uit sy beskrywing dat die vliesagtige deel van die interventrikulêre septum, wat die interventrikulêre foramen gedurende embrionale stadia sluit, gevorm word uit endokardiale materiaal. Volgens Benninghoff<sup>24</sup> speel die bulbus cordis septa, naamlik die aortopulmonale septum en interaortaseptum (figuur 4C) nie 'n rol in die vorming van die interventrikulêre septum nie en is die foramen van Panizza ook nie 'n oorblyfsel van die interventrikulêre foramen nie, maar 'n sekondêre

verbinding.

Mathur<sup>32</sup> se interpretasie daarenteen, gebaseer op die embrionale ontwikkeling van die hart van *C. palustris*, is dat 'n klein gedeelte van die linkerventrikel afskei (nie in figuur 4 geïllustreer nie!) en aaneenlopend word met 'n gedeelte van die regterventrikel, wat dan tesame die basis van die linker sistemiese boog word. In wese sou 'n interventrikulêre opening dus hier aanwesig wees, wat nie homolog met 'n foramen van Panizza sou wees nie aangesien Mathur<sup>32</sup> die aanwesigheid van 'n foramen van Panizza



**FIGUUR 4:** Hart van *Crocodylus niloticus* (*Crocodylidae*). A. Dorsale aansig; B. Ventrale aansig; C. *C. madagascariensis*, deur basis van bulbus cordis. In posterioraansig; D. *C. madagas.*, deur anteriordeel van ventrikels; E. *C. madagas.*, deur posteriordeel van ventrikels (volgens Hochstetter 1906, effens gewysig).

ontken. Mathur<sup>32</sup> se interpretasie van embrionale toestande, hoewel moontlik omstrede, impliseer dat die vliesagtige gedeelte van die interventrikulêre septum weliswaar afkomstig is van die interaortaseptum van die bulbus cordis.

Die wisselvallige voorkoms en ligging van 'n vertikale septum by verskeie Lacertilia, en die afwesigheid hiervan in *Sphenodon punctatus*,<sup>38</sup> is stellig 'n aanduiding dat 'n "vertikale septum" 'n apomorfe kenmerk by die Lepidosauria is. Die feit dat die horisontale septum by lewende Lepidosauria morfologies verbind is met die aortopulmonale septum, en funksioneel die instroming van bloed uit die regteratrium na cavum pulmonale, en uitstroming van bloed na die pulmonale arterie, met behulp van die bulbus lamella, reguleer, terwyl die morfologiese en funksionele posisie by Archosauria drasties verskil, is 'n aanduiding dat 'n meer algemene, primitiewe organisasie van 'n "horisontale septum" moontlik kon voorgekom het by Eosuchia en selfs by die vroeë Synapsida.

In die lig hiervan, en die stelling van Holmes<sup>6</sup> dat die krokodil se interventrikulêre septum in posisie en oriëntasie verskil van sowel die horisontale as "vertikale" septa van "tipiese" reptiele, is die vraag of die ontstaan van 'n interventrikulêre septum nie op 'n ander wyse geïnterpreteer kan word nie. Tesame hiermee sou die ontstaan en anatomie van die regter atrioventrikulêre opening en kleppe by Archosauria (figuur 4D), wat drasties verskil van dié van Lepidosauria, inligting kan verskaf oor morfogenetiese veranderinge in die wyk.

## SAMEVATTING: ARCHOSAURIA NA AVES-HARTONTWIKKELING EN VERGELYKING MET MAMMALIA

### Morfologies

Die probleem met die interpretasie van die Lepidosauria- en Archosauria-hart as moontlike oorgangstoestand na Aves en Mammalia, het grootliks te doen met die uitvloeï en regulering van bloed uit die ventrikel(s). Die antwoord behoort dan ook geleë te wees in die evolusionêre veranderinge wat die bulbus cordis (en moontlik ook die truncus arteriosus) by die **na-amfibiërontwikkelingsrigtings** ondergaan het.

Die anatomiese aanwesigheid van 'n interventrikulêre septum en 'n interaortaseptum (tussen regter en linker sistemiese boog) is 'n onomstootlike feit by Crocodylia. Die filogenetiese verwantskap van Crocodylia en Aves, soos bepaal op onder andere paleontologiese gronde, impliseer dat op kardiaal gebied sekere verklaarbare ooreenkomste aanwesig behoort te wees.<sup>8</sup> Gardiner (1982),<sup>7</sup> met kladistiese analise van lewende diere, en vanuit die "Haematothermia"-uitgangspunt, lê 'n radikale alternatiewe hipotese voor dat Mammalia 'n sustergroep is van Aves, en dat by Mammalia, volgens Holmes<sup>6</sup> se interpretasie, die reptielinteraortaseptum, slegs verlore kon gegaan het of, volgens Goodrich,<sup>5</sup> nie by voëls en soogdiere sou ontwikkel het nie. Dit sou dan die onverdeelde aorta verklaar.<sup>7</sup> Gardiner<sup>39</sup> gee Gauthier et al.<sup>7</sup> egter later gelyk dat 'n onverdeelde aorta by voëls en soogdiere nie homolog is nie.

Verskille tussen Aves en Mammalia, soos geïllustreer deur Cayré et al.<sup>40</sup> se vergelyking van die regter

atrioventrikulêre kleppe van die kuikenhart en dié van soogdiere, beklemtoon moontlike verskille in die evolusionêre ontstaan van die twee diergroepe. Verdere aanduidings van die "reptiel"-verwantskap van voëls, en die verskille ten opsigte van soogdiere, is ook geleë in die geleidingsstelsel van die hart. In voëls, in teenstelling met soogdiere, kom 'n atrioventrikulêre ring van Purkinje-vesels voor in die regterkant van die hart rondom die regter atrioventrikulêre klep, wat herleibaar is na 'n toestand by "laer reptiele".<sup>41</sup> Die evaluasie van hierdie aspekte val egter buite die bestek van die oorsig.

### Embriologies

In Aves en Mammalia kom 'n spieragtige interventrikulêre septum en 'n interventrikulêre foramen gedurende embrionale ontwikkeling voor.<sup>42,44</sup> Morfologies is die oorsprong van die vliesagtige deel van die interventrikulêre septum dus van wesentlike belang omdat homologieë hiermee gemoeid is. In die Crocodylia is die voorste dorsale deel van die interventrikulêre septum diskriptief 'n interaortaseptum sodat ostia van die linker sistemiese boog en die pulmonale boog in die regterventrikel voorkom<sup>6,12</sup> (figuur 4D).

Die eksperimentele metodes van Harh & Paul (1975)<sup>42</sup> dui daarop dat die interventrikulêre septum van die kuikenhart, volgens embrionale oorsprong en ontwikkeling, 'n enkele struktuur is wat uit gekonsolideerde trabekulae ontstaan. Die bydrae van die bulbus cordis word nie gemeld nie. Diskriptief is slegs die ostia van die regter sistemiese en pulmonale boë aanwesig in onderskeidelik die linker en regterventrikel. De la Cruz et al. (1982),<sup>44</sup> ook deur gebruikmaking van kuikenembrio's, verwys egter na die dubbele oorsprong van die "basale" interventrikulêre septum vanaf endokardiale kussings tesame met die "konus riwwe" of bulbus lamellae.

Starck<sup>43</sup> meld in verband met die soogdiertoestand dat die interventrikulêre septum 'n dubbele oorsprong het met die vliesagtige deel afkomstig van die linker en regter bulbus lamellae, in wese dus homologiseerbaar met die aortopulmonale septum. Noukeuriger vergelyking van embrionale en eksperimentele embriologiese inligting is nodig, maar dit val buite die bestek van hierdie oorsig.

### Filogeneties

Volgens White<sup>1,18</sup> sou die moontlikheid dat die foramen van Panizza by krokodille sekondêr ontstaan het, as 'n meganisme om regs na links bloedverskuiwings gedurende die duikproses moontlik te maak, teenstrydig wees met inligting dat waterlewende voorvaders vir krokodille gepostuleer is. Volgens inligting soos uiteengesit deur Walker<sup>45</sup> is daar 'n besliste moontlikheid dat die voorvaders van die krokodille, soos *Protosuchus* en *Notochampsia*, 'n aktiewe kursoriale lewenswyse kon gehad het. Die betekenis hiervan is dat vroeë Archosauromorpha waarskynlik alreeds, tesame met 'n funksioneel verdeelde bulbus cordis, 'n volledige interventrikulêre septum ontwikkel het, en dat evolusionêre seleksie van die hart en aortaboë van voëls en krokodille vanuit hierdie agtergrond gesien moet word.

Die moontlike evolusionêre seleksie vir 'n meer sporadies aktiewe lewenswyse, met niévolhoubare hoë

metabolisme, verklaar waarskynlik die anatomiese en funksionele verskynsels by Crocodylia, naamlik die uitskakeling van die invloed van twee onafhanklike sistemiese boë, die regter een 'n hoëdruksisteem en die linker een 'n laedruksisteem, deur 'n sekondêre verbinding, die foramen van Panizza, tussen die twee boë te vorm. Die seleksie van 'n meer aktiewe lewenswyse by voorvaders van Aves daarenteen, kon neerslag gevind het in die behoud alleenlik van die hoë druk regter sistemiese boog en die uitskakeling van die linker sistemiese boog (uit die regterventrikel), met die laer bloeddrukpotensiaal.

Albei hierdie laaste seleksierigtings moet gesien word as deel van 'n gekombineerde vaskulêre-respiratoriese-lokomotoriese evolusiepatroon soos uiteengesit deur Bramble & Jenkins<sup>9</sup> en Duncker.<sup>11</sup>

Die ontwikkelingsreeks ten opsigte van hartevolusie kan voorgestel word op 'n kladogram (figuur 5) gebaseer op die volgende karakters:

- (1) die lengteverdeling van die bulbus cordis en truncus arteriosus en die ontstaan van twee onafhanklike sistemiese boë, die linker-aortaboog IV, en regter-aortaboog IV + truncus arteriosus met aortaboë III, by Eosuchia;
- (2) die ontwikkeling van 'n regsgeleë bulbus cordis by die Lepidosauria-riktig en die vorming van 'n saamgestelde horisontale septum as gevolg van die inlywing van die proksimale deel van die aortopulmonale septum, asook 'n vertikale septum;
- (3) ontwikkeling van 'n mediaalgeleë bulbus cordis by die Archosauromorpha-riktig en 'n outohtone interven-

trikulêre septum, deur bemiddeling van die interaorta-septum;

(4) ontwikkeling van 'n sekondêre verbinding, die foramen van Panizza, tussen die twee onafhanklike sistemiese boë by Crocodylia; en

(5) die behoud van alleenlik die regter sistemiese boog, uit die linkerventrikel, as funksionele boog by Aves.

## SUMMARY

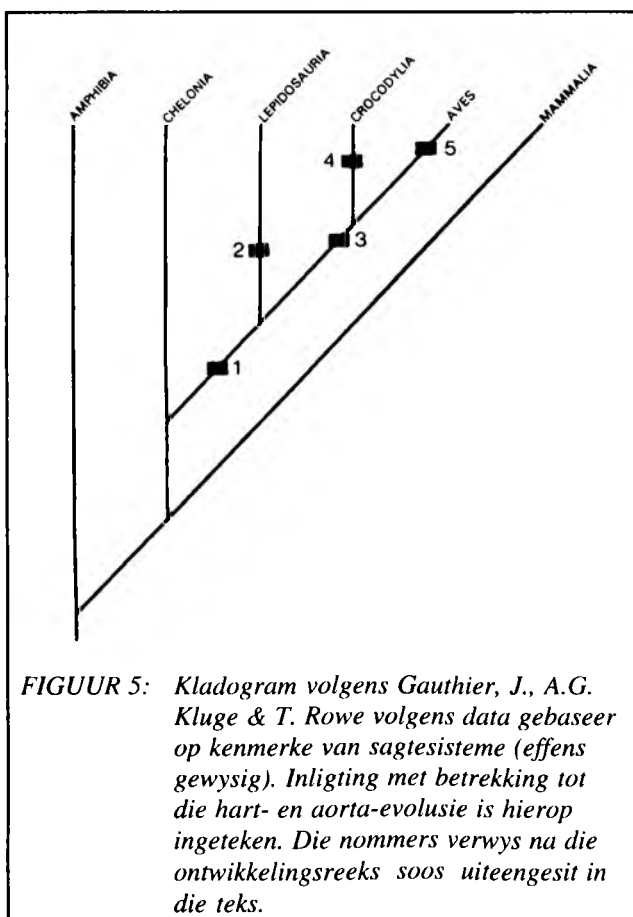
The viewpoint that the heart condition of living reptiles represents a morphological and functional transitional stage between the incompletely divided heart of amphibians and the completely divided heart of homeothermic birds and mammals cannot simply be accepted as valid.<sup>1,2,3</sup> The opposite point of view<sup>4,5</sup> that the mammalian heart and aortic arches developed from a pre-reptilian condition is equally unacceptable.<sup>6</sup> The mere statement by Gardiner (1982)<sup>7</sup> on the other hand that the hearts of birds and those of mammals are almost similar and therefore indicate a close relationship, is questioned by Gauthier et al.<sup>8</sup>

Explanations of the above statements, and of the evolutionary development of the high capacity heart of birds and mammals depend on the functional morphological understanding of the heart of living reptiles. Fossils of reptiles, birds and mammals are only helpful as circumstantial evidence with reference to lifestyles and the possible behaviour of ancestors. Furthermore, a cladistically based evaluation of the statements by Webb (1979),<sup>12</sup> as to the primitiveness of the lepidosaurian type of heart, and this type being ancestral to that of the archosaurians and birds, and even Holmes' (1975)<sup>6</sup> statement that the mammalian heart developed from the lepidosaurian, is deemed necessary.

The anatomical status of the lepidosaurian type of heart, especially the ventricle, has been developed through a number of interpretations.<sup>2,3,6,12,13,14,15,16,17</sup> The most representative structure, the horizontal septum, delimits the cavum pulmonale on the right side of the ventricle. This septum is morphologically continuous with the aortico-pulmonary septum. The vertical septum varies in terms of presence, size and location. Typically it is located sagittally to the left of the horizontal septum and consequently divides the rest of the ventricle into a cavum arteriosum on the left, and a cavum venosum in the midline. The cavum dorsale connects these cavities dorsally (figures 1,2,3). The atrio-ventricular funnel between the atria and ventricle is regulated by the dome-shaped valves developed from the interatrial septum.

During the systolic phase the single ventricle displaces (= shunts) blood towards the right of the cavum dorsale to the ostia of the right and left systemic arches respectively, as well as the ostium of the pulmonary arch in the cavum pulmonale (figures 1,3). The ability to regulate the shunting of blood from left to right or vice versa, is the single most outstanding feature of the lepidosaurian heart.<sup>2,3,6,19</sup>

Descriptions and analyses of the lepidosaurian heart were initially aimed at promoting this type of heart as a transitional stage towards the archosaurian and mammalian conditions and the search for structures homologous with the interventricular septum of the fully divided



**FIGUUR 5:** Kladogram volgens Gauthier, J., A.G. Kluge & T. Rowe volgens data gebaseer op kenmerke van sagtesisteme (effens gewysig). Inligting met betrekking tot die hart- en aorta-evolusie is hierop ingeteken. Die nommers verwys na die ontwikkelingsreeks soos uiteengesit in die teks.



heart.<sup>6,12,15,20,21,22</sup> A further quest was the establishment of an evolutionary series for lepidosaurians. For both these initiatives it would be necessary to determine the most primitive characteristics of a lepidosaurian heart. The horizontal septum, resulting from consolidation of trabeculae and the incorporation of the aortapulmonary septum of the bulbus cordis, apparently represent such a primitive structure.<sup>15,20,25</sup> The vertical septum is described as secondary and the question is raised whether it is homologous at all in the various lepidosaurians.<sup>1,6,12,13,20,21,23,25</sup>

Burggren (1987)<sup>2</sup> regarded shunting, especially the delicate regulation and distribution of blood between pulmonary and systemic circulations under specific conditions, as an adaptation in lepidosaurians and not the result of the incomplete division of the ventricle. He formulates a number of hypotheses explaining the selection value and shunting principles. Of these the recirculation of blood through the lungs (right to left shunt) to facilitate CO<sub>2</sub> elimination, depending on the PCO<sub>2</sub> gradient of course, and in spite of the arrhythmic respiratory pattern in lepidosaurians, is regarded as a cardiovascular adaptation. The intracardial shunt (right to left), towards the systemic circulation, would be, according to him, advantageous to thermo-regulation, whereas, the prevention of perfusion of the lungs during a phase of apnea, would inhibit plasma filtration.

In the fully divided heart of crocodylians, the origin of the interventricular septum is a matter of debate.<sup>6,12,14,15,24,35</sup> This is precipitated by the origin of both the pulmonary and left systemic arch from the right ventricle and the right arch from the left ventricle. The functional and evolutionary development of foramen of Panizza, resulting in extra-cardial shunting is also debated as it concerns both life-style physiology and phylogenetic derivation.<sup>2,3,39</sup>

The viewpoint that the heart of Lepidosauria gave rise to that of Archosauria, based on information gathered from extant forms, is criticised. In the speculations on the development of the interventricular septum of Crocodylia, this septum is derived from the vertical septum,<sup>12,20</sup> the horizontal septum<sup>6,14,24</sup> and a combination of both.<sup>13,15</sup> In view of the fact that these structures described in Lepidosauria probably did not exist as such in Eosuchians, the homology of a horizontal and vertical septum to part of the interventricular septum of Crocodylia must be suspect.

## LITERATUURVERWYSINGS

- White, F.N. (1976). (Circulation.) In *Biology of the Reptilia. Vol. 5. Physiology*, Gans, C. & Dawson, A. eds. (Academic Press, London), 275-334.
- Burggren, W.W. (1987). Form and function in reptilian circulations, *Amer. Zool.*, 27, 5-19.
- Burggren, W.W. (1988). Role of the central circulation in regulation of cutaneous gas exchange, *Amer. Zool.*, 28, 985-998.
- Goodrich, E.S. (1917). On the classification of the Reptilia, *Proc. Roy. Soc.*, 89, 261-276.
- Goodrich, E.S. (1933). *Studies on the structure and development of vertebrates*, 2. (Dover Publications, New York, 1958 reprint).
- Holmes, E.B. (1975). A Reconsideration of the Phylogeny of the Tetrapod heart, *J. Morph.*, 147, 209-228.
- Gardiner, B. (1982). Tetrapod classification, *Zool. J. Linn. Soc.*, 74, 207-232.
- Gauthier, J., Kluge, A.G. & Rowe, T. (1988). Amniote phylogeny and the importance of fossils, *Cladistics*, 4, 105.
- Bramble, D.M. & Jenkins, F.A. (1989). (Structural and functional integration across the reptile-mammal boundary: the locomotor system) In *Complex organismal functions: integration and evolution in vertebrates*, Wake, D.B. & Roth, G. eds. (John Wiley & Sons, New York Chichester) pp. 133-146.
- Carrier, D.R. (1987). The evolution of locomotor stamina in tetrapods: circumventing a mechanical constraint, *Paleobiology*, 13, 326-341.
- Duncker, H-R. (1991). (Constructional and ecological prerequisites for the evolution of homeothermy) In *Constructional morphology and evolution*, Schmidt-Kittler, N. & Vogel, K. eds. (Springer-Verlag, Berlin) 331-357.
- Webb, G.J.W. (1979). Comparative cardiac anatomy of the Reptilia. III. The heart of crocodylians and an hypothesis on the completion of the interventricular septum of crocodylians and birds, *J. Morph.*, 161, 221-240.
- Leene, J.E. & Vorstman, A.G. (1930). Note on the structure of the heart of *Varanus* as compared with other reptilian hearts, *Tijdschr. ned. dierk. Vereen.*, 2, 62-66.
- Kashyap, H.V. (1960). Morphology of the reptilian heart, *Bull. zool. Soc.*, 3, 23-34.
- Simons, J.R. (1965). The heart of the Tuatara, *Sphenodon punctatus*, *J. Zool.*, 146, 451-466.
- White, F.N. (1968). Functional anatomy of the heart of reptiles, *Amer. Zool.*, 8, 211-219.
- Van Mierop, L.H.S. & Kutsche, L.M. (1984). (Some aspects of comparative anatomy of the heart.) In *Cardiovascular shunts: Phylogenetic, ontogenetic and clinical aspects*. K. Johansen & Burggren, W. eds. (Proceedings of the Alfred Benzon Symposium 21. Munksgaard, Copenhagen) 39-53.
- White, F.N. (1956). Circulation in the reptilian heart (*Caiman sclerops*), *Anat. Rec.*, 125: 417-431.
- White, F.N. (1985). (Role of intracardiac shunts in pulmonary gas exchange in chelonian reptiles) In *Cardiovascular shunts: Phylogenetic, ontogenetic and clinical aspects*. K. Johansen & Burggren, W. eds. (Proceedings of the Alfred Benzon Symposium 21. Munksgaard, Copenhagen) 296-305.
- Foxon, G.E.H. (1955). Problems of the double circulation in vertebrates, *Biol. Rev.*, 30, 196-228.
- Webb, G.J.W., Heatwole, H. & De Bavay, J. (1971). Comparative cardiac anatomy of the Reptilia. I. The chambers and septa of the varanid ventricle, *J. Morph.*, 134, 335-350.
- Webb, G.J.W., Heatwole, H. & De Bavay, J. (1974). Comparative cardiac anatomy of the Reptilia. II. A critique of the literature on the Squamata and Rhynchocephalia, *J. Morph.*, 142: 1-20.
- Vorstman, A.G. (1933). The septa in the ventricle of the heart of *Varanus komodoensis*, *Proc. Sect. Sci. K. ned. Akad. Wet.*, 36, 911-913.
- Benninghof, A. (1933). (Das Herz.) In *Handbuch der vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere*. Vol. 6. Bolk, L. Göppert, E., Kallius, W. & Lubosch, W. eds. (Urban & Schwarzenberg, Berlin) 467-556.
- Greil, A. (1903). Beiträge zur vergleichenden Anatomie und Entwicklungsgeschichte des Herzens und des truncus arteriosus der Wirbeltiere, *Morph. Jb.*, 147, 209-228.
- Foxon, G.E.H., Griffith, J. & Price, M. (1956). The mode of action of the heart of the green lizard, *Lacerta viridis*, *Proc. zool. Soc. Lond.*, 126, 145-157.
- Burggren, W.W. & Johansen, K. (1982). Ventricular hemodynamics in the monitor lizard, *Varanus exanthematicus*: Pulmonary and systemic pressure separation, *J. exp. Biol.*, 96, 343-354.
- Tucker, V.A. (1966). Oxygen transport by the circulatory system of the green iguana (*Iguana iguana*) at different body temperatures, *J. exp. Biol.*, 44, 77-92.
- Lillywhite, H.B. (1987). Circulatory adaptations of snakes to gravity, *Amer. Zool.*, 27, 81-95.
- Seymour, R.S. (1987). Scaling of cardiovascular physiology in snakes, *Amer. Zool.*, 27, 97-109.
- Young, A.B., Lillywhite, H.B. & Wassersug, R.J. (1993). On the structure of the aortic valves in snakes (Reptilia: Serpentes), *J. Morph.*, 216, 141-159.
- Mathur, P.N. (1946). The anatomy of the reptilian heart. Part II. Serpentes, Testudinata and Loricata, *Proc. Indian Acad. Sci., Section B*, 23, 129-152.
- Mathur, P.N. (1971). The heart and the conducting (connecting) system of *Crocodylus porosus* (Schneider), *J. Anim. Morph. Physiol.*, 18, 84-90.
- Hochstetter, F. (1906). (Beiträge zur Anatomie und Entwicklungsgeschichte des Blutgefäßsystems der Krokodile) In *Reise in Ostafrika*

- in den Jahren 1903-1905. Wissenschaftliche Ergebnisse, Vierter Band. Anatomie und Entwicklungsgeschichte*, A. Voeltzkow. (E. Schweizerbartsche Verlagsbuchhandlung (E. Nägele), Stuttgart) 137.
35. Goodrich, E.S. (1919). Note on the reptilian heart, *J. Anat.*, 53, 298-304.
36. Axelsson, M., Holm, S. & Nilsson, S. (1989). Flow dynamics of the Crocodilian heart, *Amer. J. Phys.*, 256 (4), R875-R879.
37. Grigg, G.C. (1989). The heart and patterns of cardiac outflow in Crocodilia, *Proc. Aust. Physiol. Pharmac. Soc.*, 20(1), 43-57.
38. Grigg, G.C. & Simons, J.R. (1972). Preferential distribution of left and right auricular blood into the arterial arches of the Tuatara, *Sphenodon punctatus*, *J. Zool.*, 167, 481-486.
39. Gardiner, B.G. (1993). Haematothermia: Warm-blooded amniotes, *Cladistics*, 9, 369-395.
40. Cayré, R., Valencia-Mayoral, P., Coffe-Ramirez, V., Sánchez-Gómez, C., Angelini, P. & de la Cruz, M.V. (1993). The Right Atrioventricular Valvular Apparatus in the Chick Heart, *Acta anat.*, 148, 27-33.
41. Jones, D.R. & Johansen, K. (1972). (The blood vascular system of birds.) In *Avian Biology*, Farner, D.S., King, J.R. & Parkes, K.C. eds. (Academic Press, New York) 2, 157-285.
42. Harh, J.Y. & Paul, M.H. (1975). Experimental cardiac morphogenesis. I. Development of the ventricular septum in the chick, *J. Embryol. exp. Morph.*, 33(1), 13-28.
43. Starck, D. (1965). *Embriologie. Ein Lehrbuch auf allgemein biologischer Grundlage. 2.* (Georg Thieme Verlag, Stuttgart).
44. De la Cruz, M.-V., Quero-Jiménez, M., Arteaga Martinez, M. & Cayré, R. (1982). Morphogénèse du septum interventriculaire, *Coeur*, 13, 443-448.
45. Walker, A.D. (1970). A Revision of the Jurassic reptile *Hallopus victor* (Marsh), with remarks on the classification of crocodiles, *Phil. Trans. R. Soc. L. Ser. B.*, 257, 323-372.