



Лекция № 8

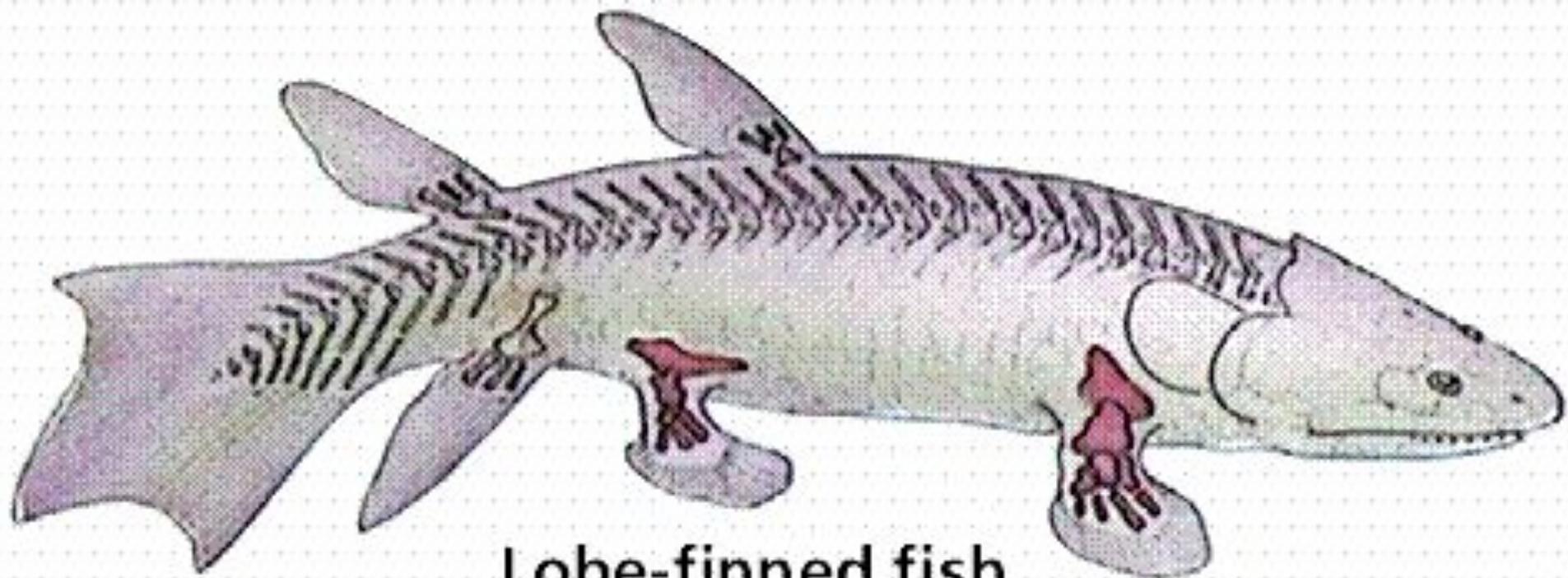
Надкласс Четвероногие, или
Наземные позвоночные (Tetrapoda)
Класс Земноводные (Amphibia)

Блохин
Геннадий
Иванович

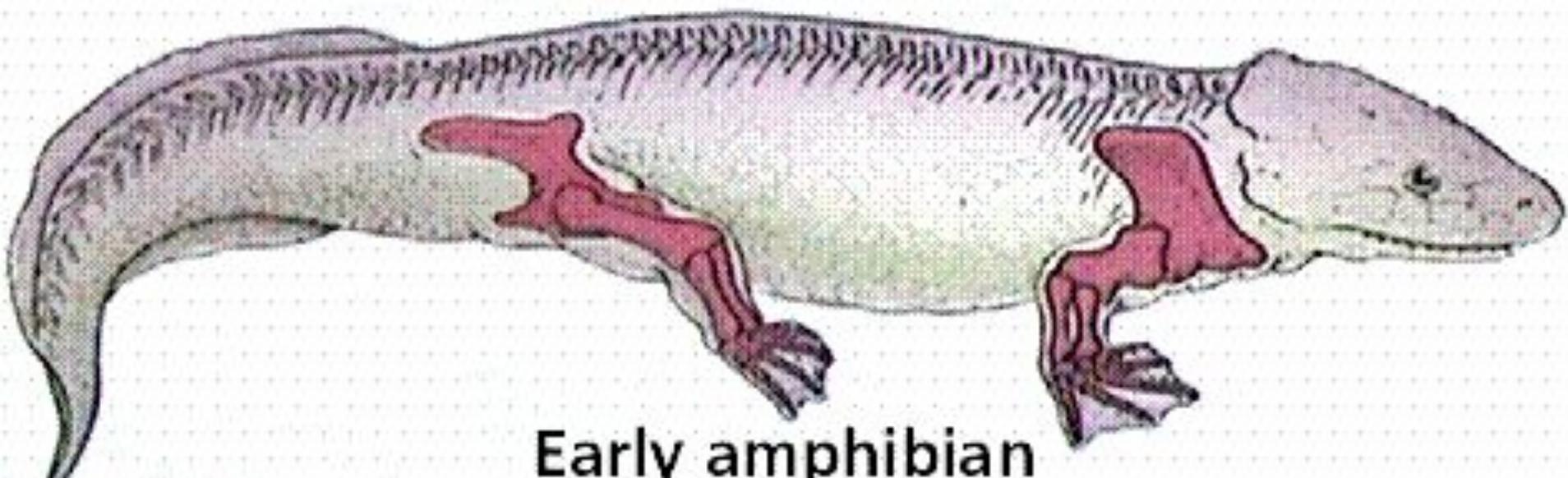
Содержание лекции

- Характеристика четвероногих (тетрапод)
- Происхождение и эволюция тетрапод
- Особенности организации четвероногих, или наземных позвоночных (тетрапод)
- Систематика тетрапод
- Происхождение и эволюция земноводных
- Характеристика класса земноводных
- Основные черты организации земноводных (по системам органов)
- Особенности размножения и развития земноводных

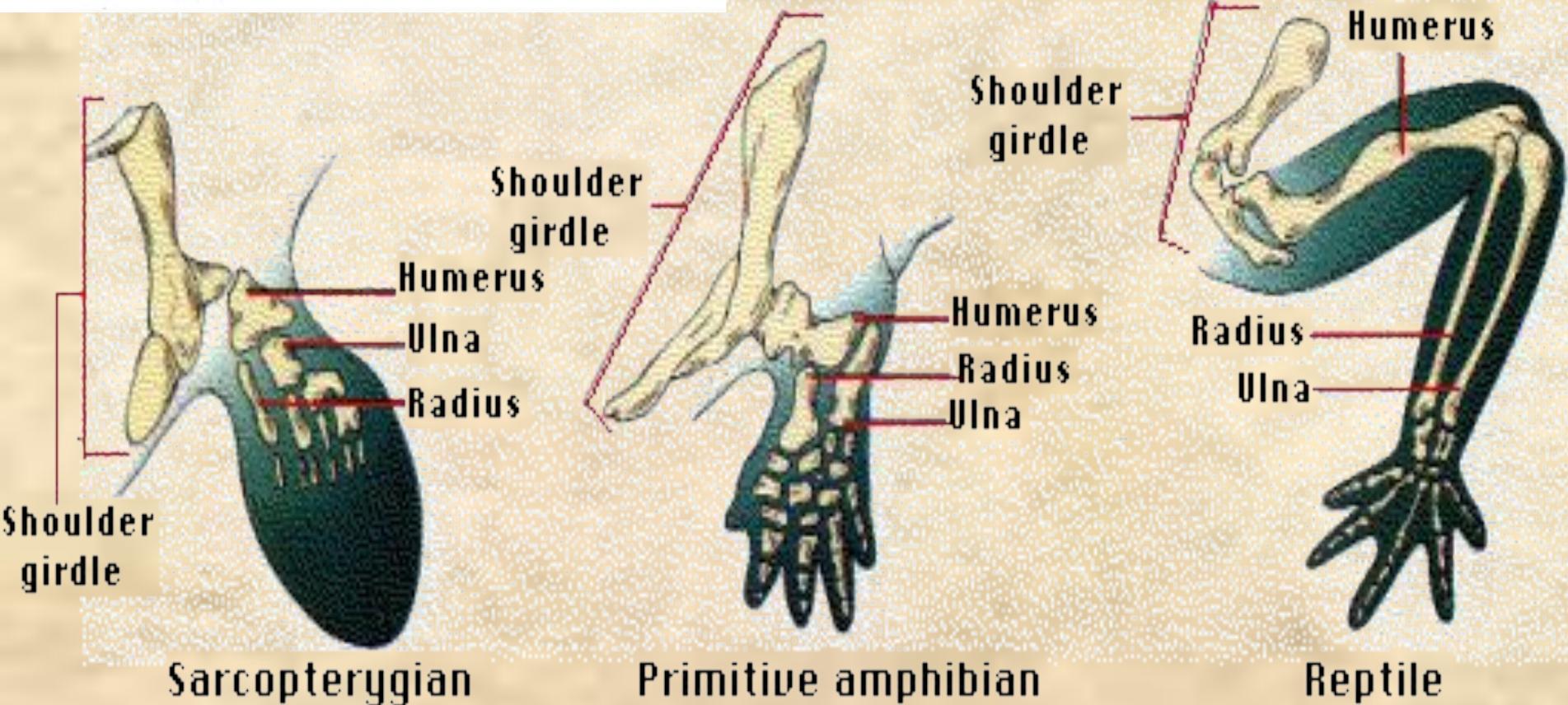
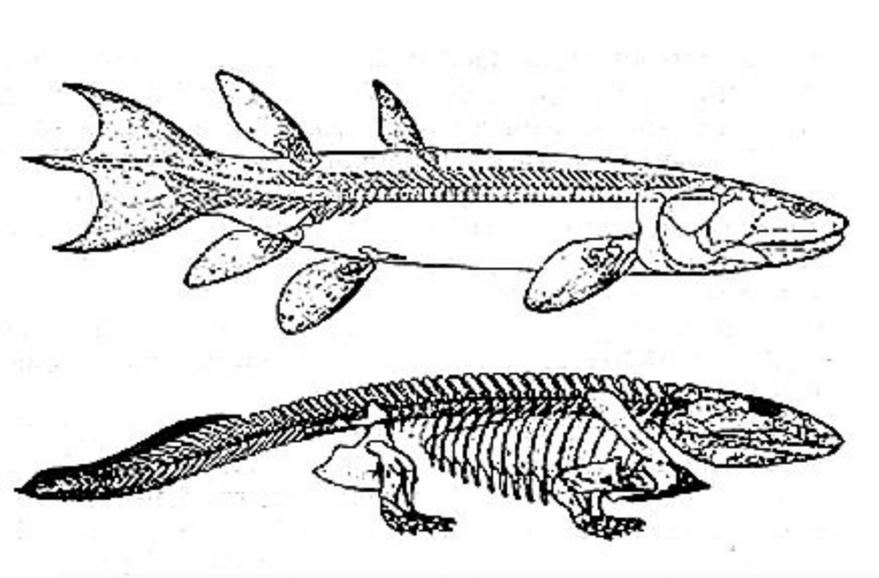
- Надкласс объединяет позвоночных, перешедших к жизни на суше в воздушной среде; некоторые из них в течение всей жизни или лишь в отдельные периоды сохраняют более или менее тесную связь с водой, а немногие группы вновь вторично перешли к жизни в воде, утратив связи с сушей, но сохранив дыхание атмосферным воздухом (морские змеи, китообразные).
- Преодоление силы тяжести в воздушной среде (гравитации) достигается морфологическими - преобразованиями и сопровождается общим повышением уровня метаболизма.
- Передвижение по суше производится с помощью парных — передних и задних — членистых конечностей с шарнирными сочленениями и обеспечивается мощной мускулатурой.
- Интенсифицируется дыхание; газообмен между организмом и средой происходит в легких. У земноводных жабры служат личиночным органом дыхания; у рептилий, птиц и млекопитающих закладывающиеся на ранних стадиях эмбрионального развития жаберные щели вскоре редуцируются.
- Возникают два круга кровообращения — легочный и туловищный, полностью обособляющиеся лишь у птиц и млекопитающих.
- Органы чувств приспособлены к работе в воздушной среде: обособляются респираторный и обонятельный отделы носовой полости, появляется среднее ухо, образуются веки, изменяется форма хрусталика глаза; органы боковой линии исчезают, сохраняясь лишь у личинок и немногих взрослых земноводных.
- Последовательно увеличиваются относительные размеры головного мозга и дифференцировка его отделов.



Lobe-finned fish



Early amphibian



Происхождение наземных позвоночных

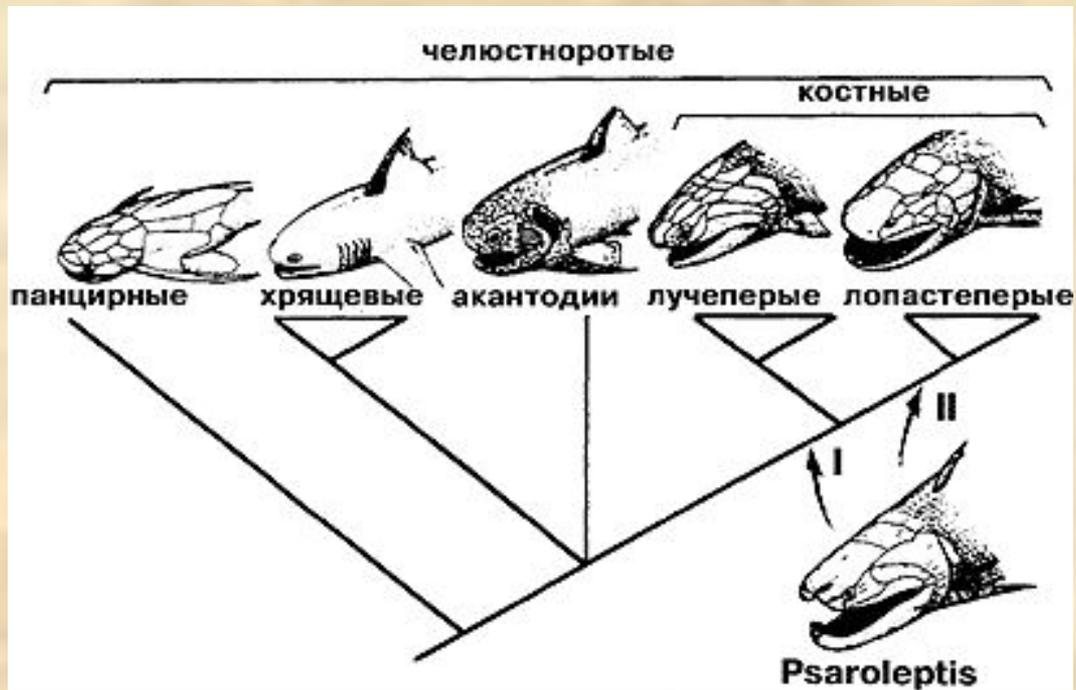
- Развитие жизни в море привело к увеличению разнообразия и массы живых существ, что усложнило морские биоценозы и усилило в них биологическую конкуренцию. Все это усилило тенденцию к расселению, способствовало проникновению жизни в пресные водоемы (с этим связано происхождение подтипа позвоночных), а затем и на сушу.
- Первыми неводными (наземными) организмами еще в протерозое стали бактерии и водоросли, жившие в грунте по берегам водоемов. Видимо, уже в ордовике (примерно 500 млн. лет назад) на суше появились примитивные многоклеточные растения — псилофиты. В силурийском периоде псилофиты местами, видимо, образовывали довольно густые заросли. В девоне их постепенно вытеснили плауны, папоротники и хвощи. В конце этого периода появились первые древовидные растения - лепидодендроны и сигиллярии. Однако растительный покров был только по берегам водоемов, тогда как большая часть суши представляла безжизненное пространство.
- В каменноугольном периоде (карбоне) климат стал более теплым и влажным. Пышнее и богаче стала растительность, распространившаяся на большие территории. Вслед за растениями сушу постепенно заселяли животные. Видимо, еще в кембрии и ордовике в грунте по берегам водоемов жили кольчатые черви. В силуре и особенно в девоне по зарослям обитало много мокриц (равноногие раки), скорпионов, клещей, пауков (хелицеровые) и многоножек (трахейные). В конце девона появились разнообразные насекомые. Прибрежная суша в то время была уже достаточно богата животной и растительной пищей и убежищами.



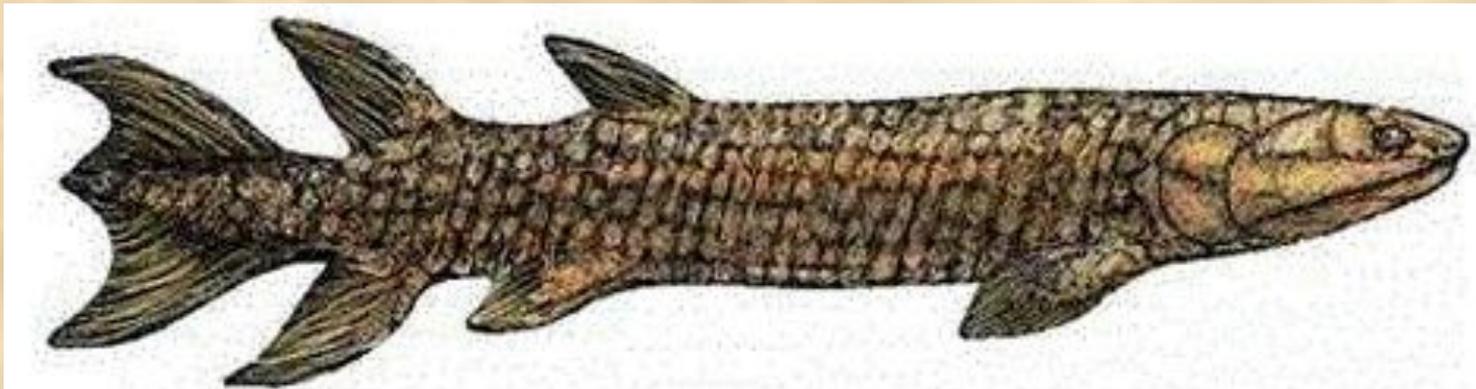
- В конце силура - начале девона пресноводные рыбы были многочисленны и разнообразны. Происходивший в конце силура — начале девона каледонский цикл горообразования существенно изменил земную поверхность. Появление высоких хребтов усилило эрозию и снос материала в низины. В результате многие водоемы обмелели, и усилилось их зарастание, местами сопровождавшееся резким снижением содержания кислорода в воде. Такая ситуация способствовала выработке приспособлений, позволяющих использовать кислород атмосферы и одновременно стимулировала попытки собирать пищу на берегу, что сейчас наблюдается у таких рыб, как анабас, змееголов, некоторые сомики и бычки. Однако в настоящее время, когда суша уже освоена четвероногими позвоночными, эти приспособления отнюдь не являются попыткой завоевать сушу и могут иметь лишь узко местное значение.

- Иная обстановка существовала в девонском периоде. Приспособления к использованию атмосферного кислорода при его недостатке в воде, вероятно, самостоятельно возникали в разных группах рыб, но наибольшего совершенства достигли у девонских кистеперых и двоякодышащих рыб (образование легких, зачатков второго круга кровообращения и т. п.). Биологически обе группы сходны, но двоякодышащие специализировались как относительно малоподвижные животные, жившие в стоячих, нередко пересыхавших водоемах и питающиеся преимущественно растительной пищей и придонными животными.

Эволюция рыб

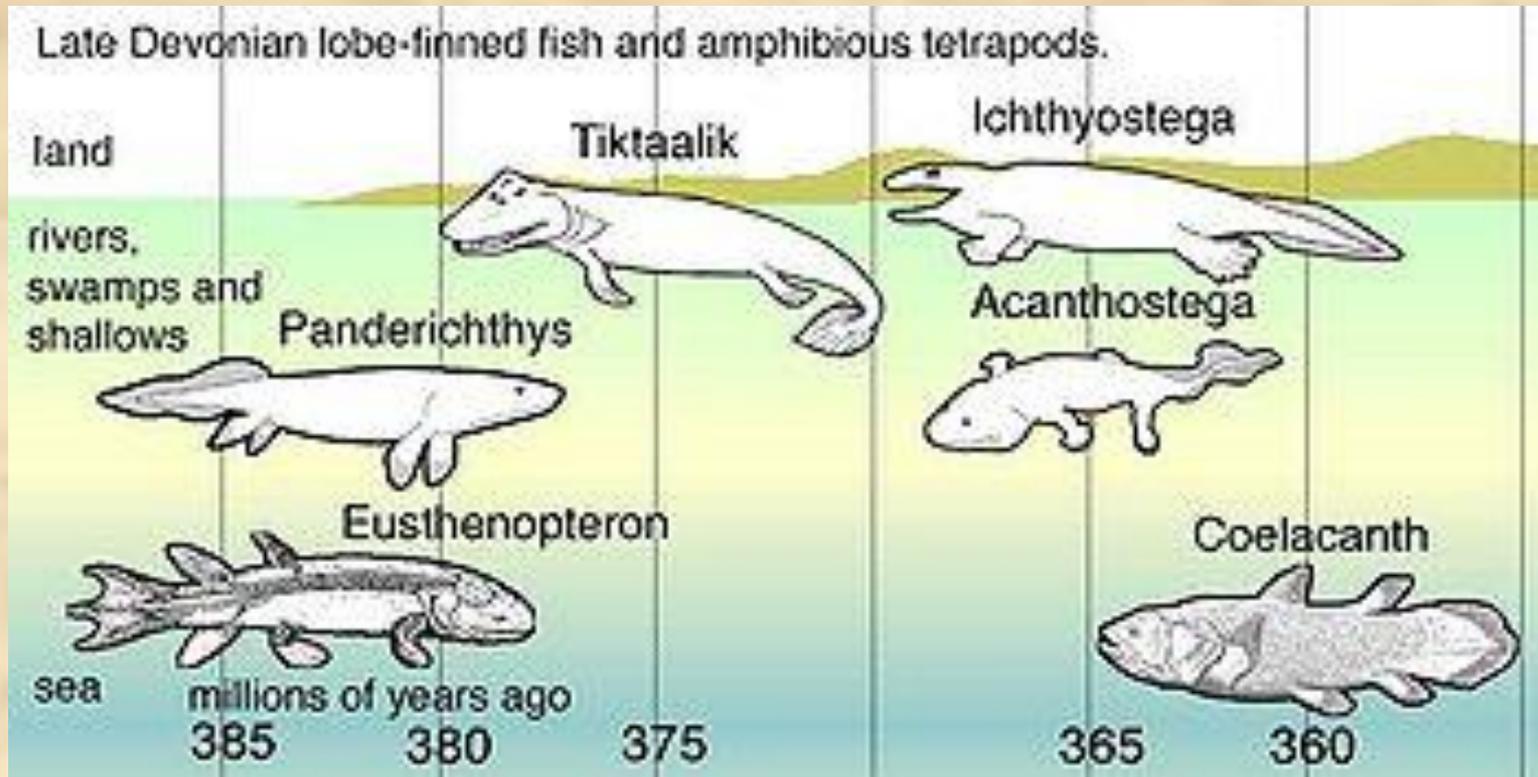


- Пресноводные кистеперые — Rhipidistia — были крупными (50-150 см длиной) и сильными хищниками, охотившимися преимущественно за рыбами, подкарауливая добычу из засады и схватывая ее стремительным броском. О таком способе охоты свидетельствуют форма тела и плавников, развитие каналов боковой линии на голове и возникновение специальной мускулатуры, позволявшей при дыхании бесшумно всасывать воду через едва приоткрытую ротовую щель или через брызгальца (И. И. Шмальгаузен, 1964).
- Прорыв обонятельных мешков в ротовую полость и образование внутренних ноздрей — хоан — позволили при таком «затаенном» дыхании усилить ток воды через орган обоняния, используя его для обнаружения добычи.
- Хорошо развитые парные плавники с мощной мускулатурой и специфическим внутренним скелетом, вероятно, давали возможность кистеперым рыбам при пересыхании или обмелении водоема переползать в другой.

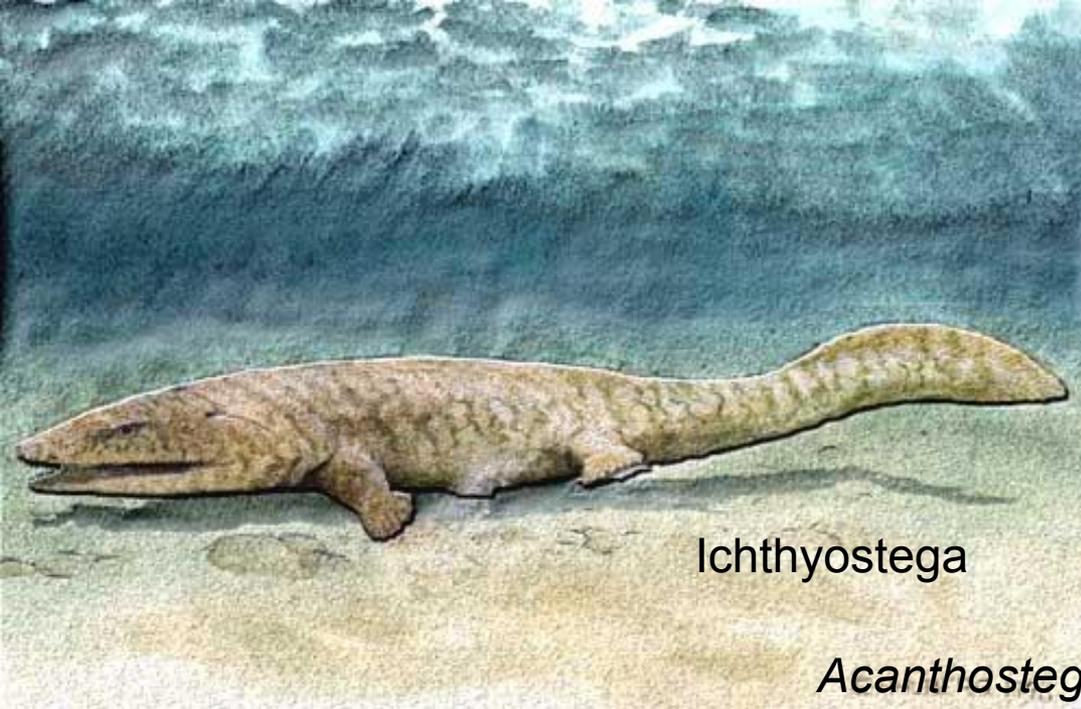


- Дальнейшие приспособления к наземному образу жизни (преодоление гравитации при движении на суше, дыхание главным образом или исключительно атмосферным кислородом, поиски и ловля добычи в новых условиях) привели к обособлению от пресноводных кистеперых рыб — Rhipidistiformes, возможно, близких к Eusthenopteron, древнейших земноводных — ихтиостегид — Iclithyostegalia (И. И. Шмальгаузен, 1964).
- Их остатки обнаружены в отложениях верхнего девона в Гренландии. Эти животные, по внешнему виду напоминавшие современных хвостатых земноводных и достигавшие длины 50-100 см, были настоящими переходными формами между рыбами и «типичными» земноводными. Они имели парные передние и задние конечности наземного типа; каждую конечность завершали пять обособленных пальцев. В соответствии с увеличением массы мускулатуры конечностей возросли размеры костей поясов. Пояс передних конечностей при этом потерял связь с черепом, а тазовый пояс еще не сочленялся с позвоночным столбом. Средние части ребер были сильно расширены; видимо, здесь прикреплялась туловищная мускулатура, укреплявшая пояс передних конечностей и подтягивавшая к нему тело. Развивавшиеся у основания верхних дуг сочленовные отростки (зигапофизы) обеспечили более прочное соединение позвонков друг с другом, сохранив гибкость позвоночного столба. Тела позвонков стали мощнее, но хорда еще сохранялась. У этих животных, по-видимому, уже существовал ротоглоточный механизм нагнетания воздуха в легкие.

«Выход рыб на сушу»



- Конец девонского – начало каменноугольного периода – классический пример ароморфоза. Впрочем, «вышли на сушу» не сами рыбы, а их потомки – примитивные четвероногие, первые представители которых, такие как ихтиостега, акантостега и др., еще были полностью водными животными, хотя и имели характерные для четвероногих конечности с пальцами.

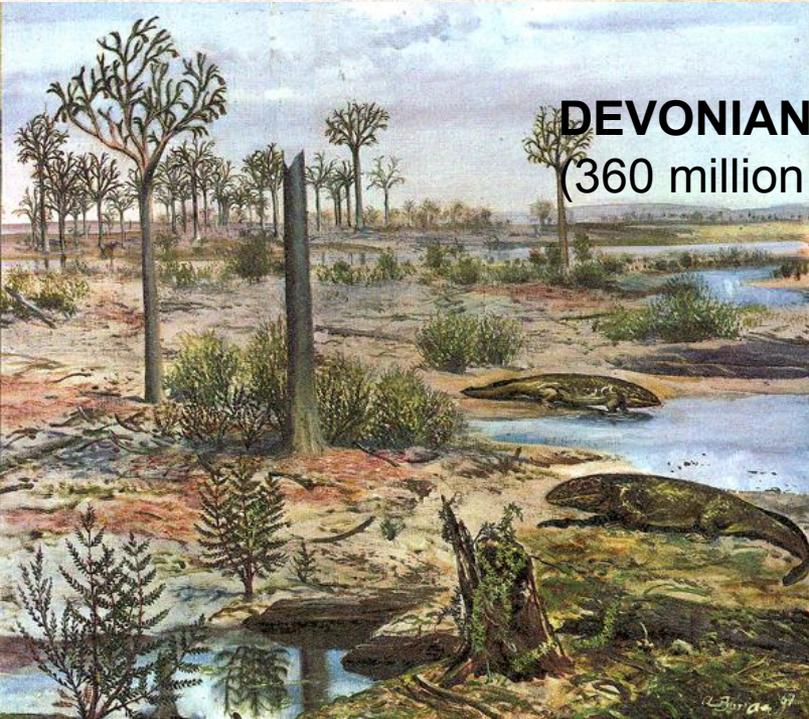


Ichthyostega

Acanthostega



Tiktaalik

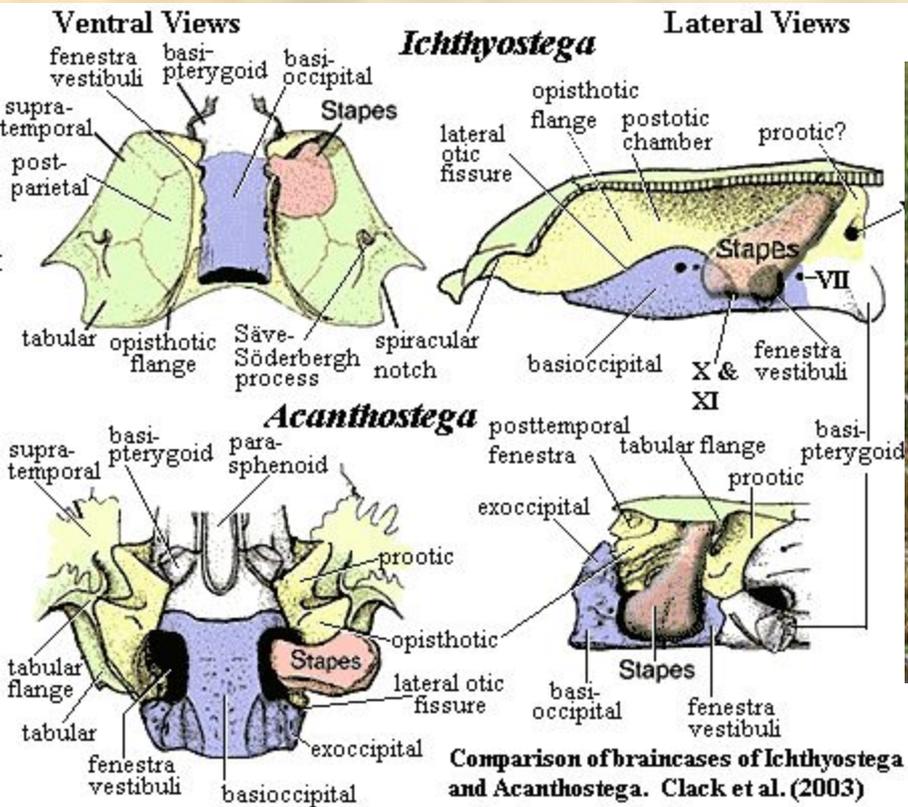
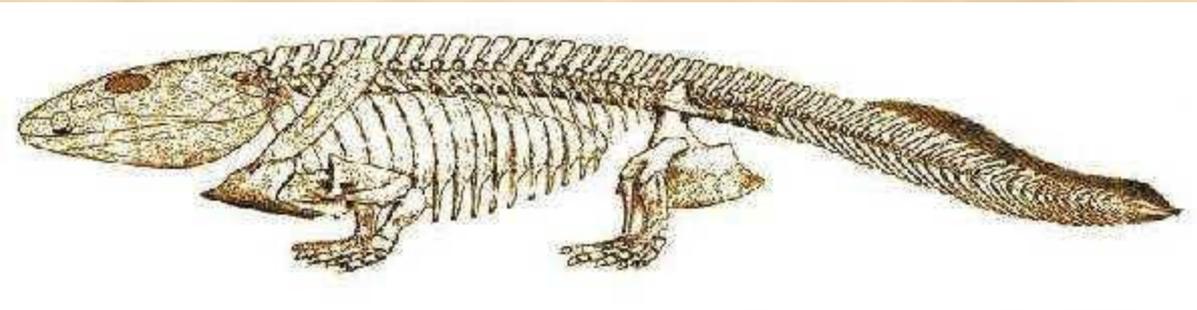


DEVONIAN PERIOD
(360 million years ago)

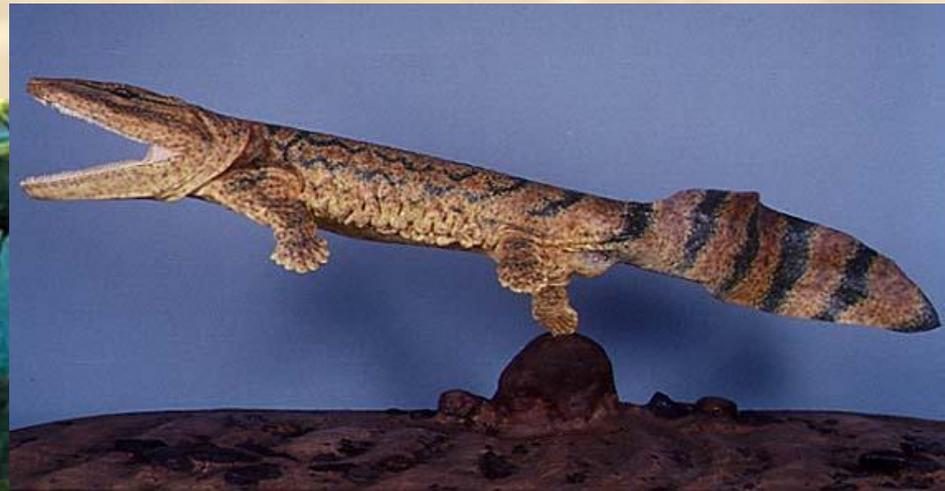
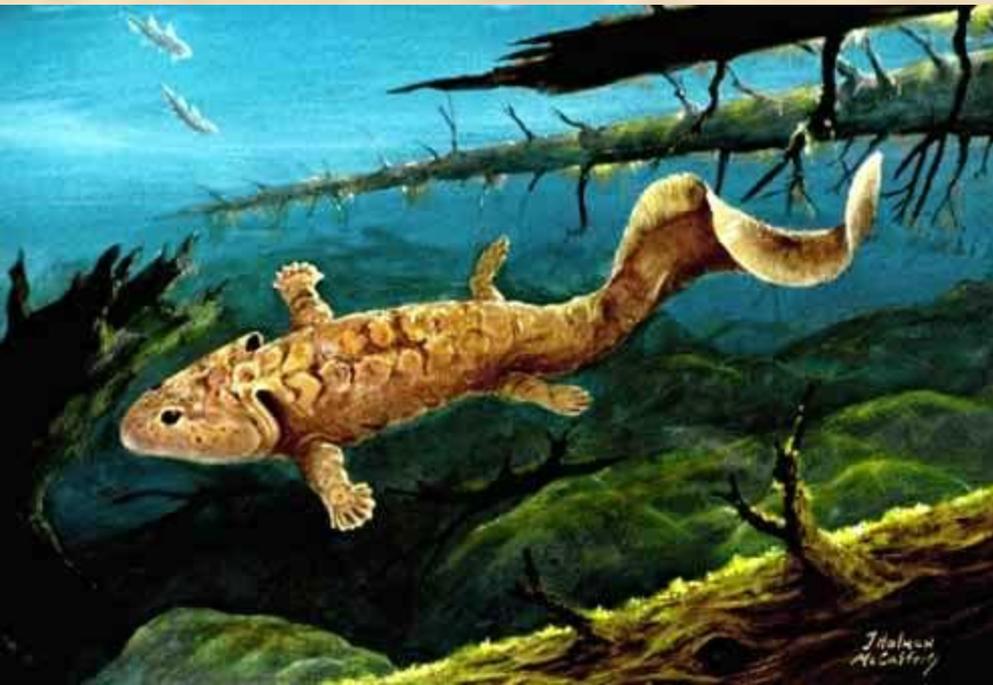
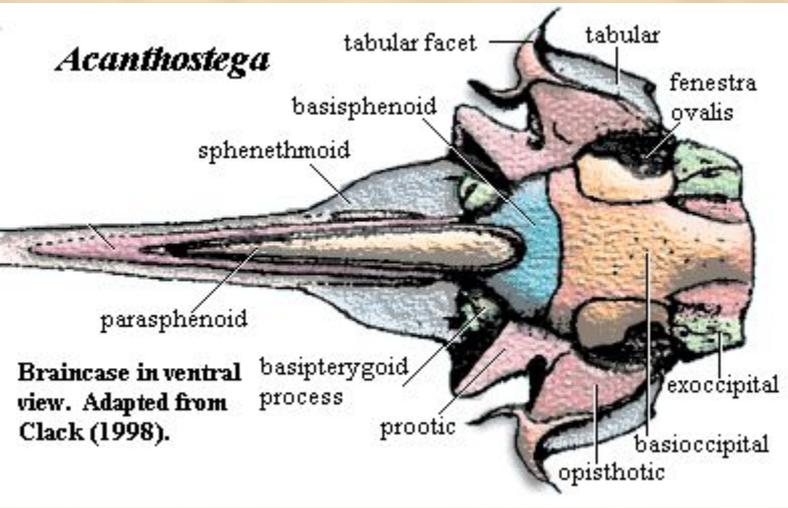


- Наряду с приспособлениями к наземному образу жизни ихтиостегиды сохраняли и рыбы признаки: сходный с кистеперыми рыбами череп с мощными покровными окостенениями, в которых ветвились каналы органа боковой линии, рыбий хвост (его лопасть поддерживали хорошо развитые лепидотрихии). Сохранялись рудименты жаберной крышки и, видимо, имелись внутренние жабры. Такое смешение наземных и водных черт строения позволило шведскому палеонтологу Е. Ярвику назвать ихтиостегид "четвероногими рыбами". Обоснованно предполагают, что они вели водный образ жизни: питались рыбами, размножались в воде. Но они могли выходить на сушу и перемещаться по ней не только при недостатке кислорода в воде и при пересыхании водоемов, но и для отдыха, так как в это время врагов на суше у них не было.
- Перечисленные особенности позволили ихтиостегидам — первым примитивным земноводным — в конце девона потеснить кистеперых рыб в пресных водоемах и начать освоение влажных прибрежных местообитаний.
- В это время от ихтиостегид обособились три ветви земноводных, ранее объединяемых под общим названием стегоцефалов.

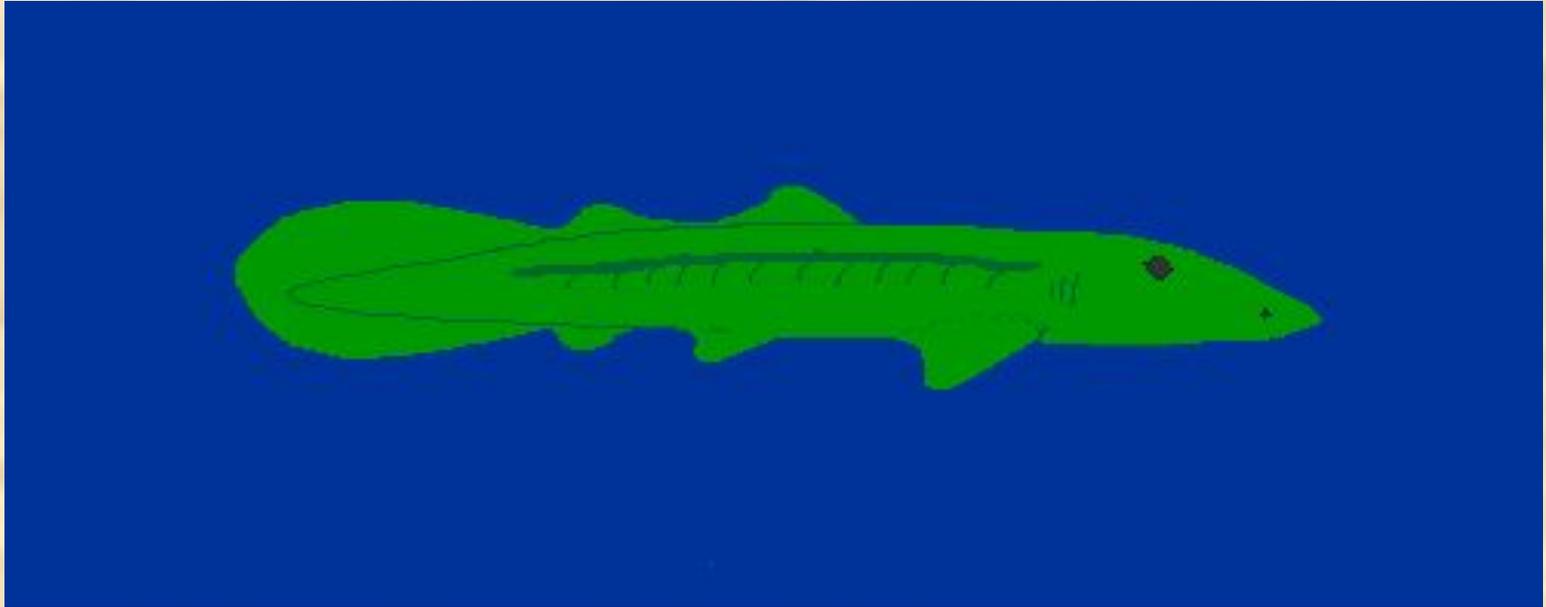
Ichthyostega



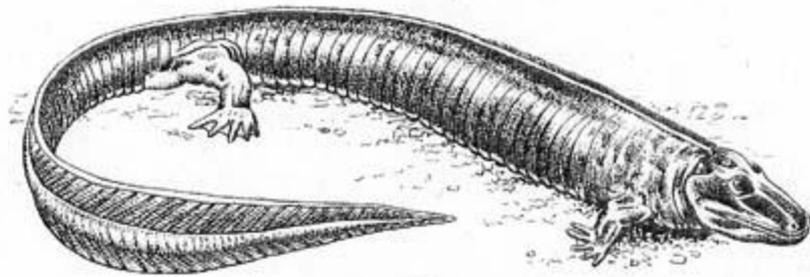
Acanthostega



Эволюция тетрапод



Наиболее известной из групп стегоцефалов являются лабиринтодонты (*Labyrinthodontia*), к числу которых принадлежат и ихтиостеги. Их название связано с любопытной особенностью строения зубов, также унаследованной от кистеперых рыб: эмаль и дентин образуют многочисленные складки, так что на поперечном шлифе возникает картина, напоминающая лабиринт.



a



b



в

Рис. 50. Представители стегоцефалов:

a — *Pteroplax* (*Eogyrinus*); б — *Eryops*; в — *Sarcops* (реконструкции А. Папчена, А. Ромера, Е. Олсона)

Лабиринтодонты в верхнем палеозое были одной из наиболее распространенных и обильных видами групп позвоночных. К ним принадлежали и мелкие, и крупные, более 1,5 м, формы. В карбоне преобладали виды со слабыми конечностями и длинным телом, которые, вероятно, обитали в многочисленных болотах. В пермское время появились крупные крокодилообразные стегоцефалы с большой уплощенной головой (подобные *Eryops*), а также мелкие виды с лучше развитыми конечностями и укороченным туловищем и хвостом (*Sarcops*). Эти последние жили, скорее всего, преимущественно на суше, питаясь различными беспозвоночными, хотя, как и все земноводные, нуждались в повышенной влажности воздуха и близости водоемов для откладки икры. Мелкие лабиринтодонты, державшиеся по берегам водоемов и спасавшиеся от наземных врагов прыжками в воду, стали предками бесхвостых земноводных (*Anura*), возникших, вероятно, в позднепермское время. Древнейший известный представитель бесхвостых амфибий *Triadobatrachus* из раннего триаса Мадагаскара уже имел характерные пропорции тела и основные структурные особенности лягушек, хотя еще сохранял небольшой хвост.

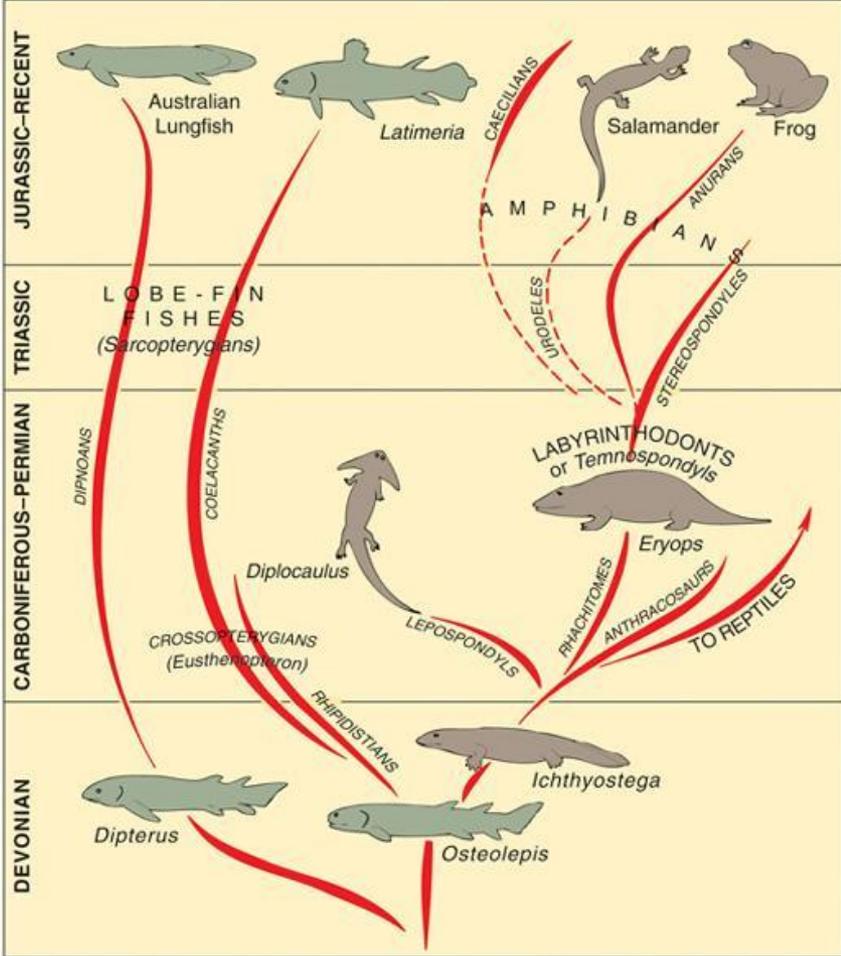
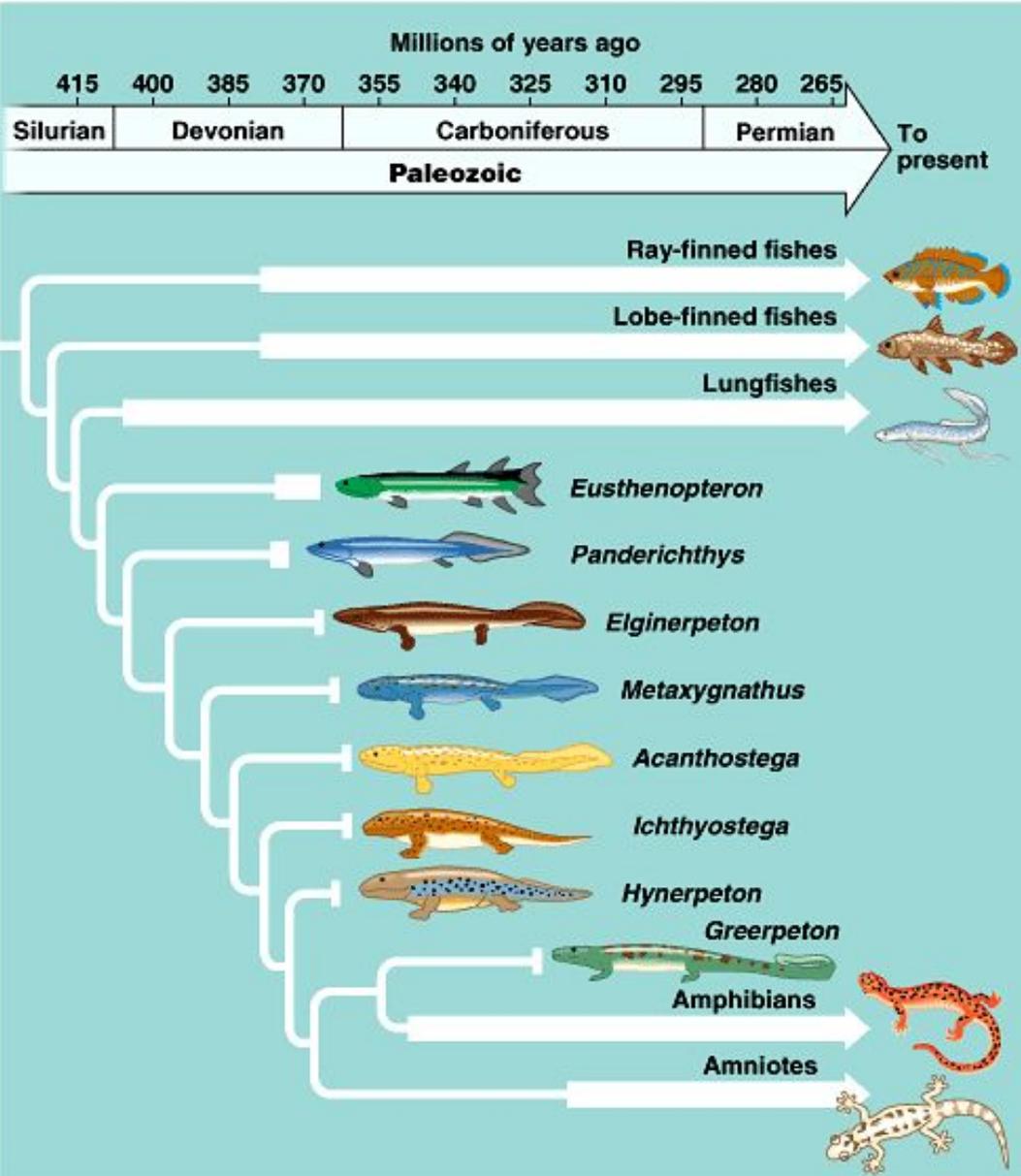
- Одна из групп лабиринтодонтосов представлена так называемыми тонкопозвонковыми — *Lepospondyli*, от которых произошли современные хвостатые и безногие земноводные.
- Другая — дугопозвонковыми — *Apsidospondyli*, прошедшими сложный путь эволюции, завершившийся появлением бесхвостых земноводных.
- Третья ветвь — антракозавры — *Anthracosauria* — эволюционировала медленно, но дала начало примитивным пресмыкающимся — *Seymouriamorpha*.
- В мезозойскую эру, называемую эрой рептилий, пресмыкающиеся господствовали на суше, в воздухе и в воде. Широкая адаптивная радиация позволила им занять практически все пригодные места обитания и образовать необычайное разнообразие жизненных форм. Видимо, уже в триасе от относительно примитивных зверозубых рептилии обособились млекопитающие, а в середине юры — от орнитозухии (из подкласса архозавров) — птицы. В мезозойскую эру и млекопитающие, и птицы были сравнительно малочисленны, так как испытывали сильное давление со стороны многочисленных, хорошо вооруженных и очень разнообразных пресмыкающихся. Напряженная борьба за существование совершенствовала их морфофизиологические особенности: возрастала подвижность, развивалась способность к терморегуляции, повышался уровень нервной деятельности и усложнялись формы заботы о потомстве, расширялся набор используемых кормов (в том числе и появившихся покрытосеменных растений). В конце мезозоя, вероятно в связи с альпийским циклом горообразования, повысилась континентальность климата, увеличились его зональные контрасты и отчетливее стали смены времен года, растительность приобретала современный облик. Все это благоприятствовало бурной эволюции птиц и млекопитающих, приведшей к современному многообразию этих классов. Наоборот, многие группы пресмыкающихся вымирали и до наших дней дожили преимущественно мелкие представители лишь трех подклассов (из семи).

- Морфофизиологическое и экологическое разнообразие надкласса возникло в ходе заселения практически всей поверхности суши, почвы, нижних слоев атмосферы, а повторно и воды. Надкласс четвероногие, или наземные, позвоночные, состоит из четырех классов: земноводные, или амфибии, — Amphibia, пресмыкающиеся, или рептилии, — Reptilia, птицы — Aves и млекопитающие — Mammalia. Последних три класса объединяют в группу Amniota — первичноназемных позвоночных животных, зародыши которых, благодаря специальным оболочкам, способны развиваться в воздушной среде. Они отличаются более высоким метаболизмом и иным типом водно-солевого обмена. Класс земноводные по характеру развития сходен с круглоротыми и рыбами и поэтому относится к группе Anamnia — первичноводных позвоночных, яйца которых развиваются в воде. У них из яйца выходит водная личинка, позднее путем метаморфоза превращающаяся во взрослое животное.
- Птицы и млекопитающие обладают способностью более или менее постоянно поддерживать относительно высокую температуру тела и поэтому заслуживают название теплокровных (гомойотермных, или эндотермных) животных в отличие от прочих пойкилотермных, или экзотермных, позвоночных.

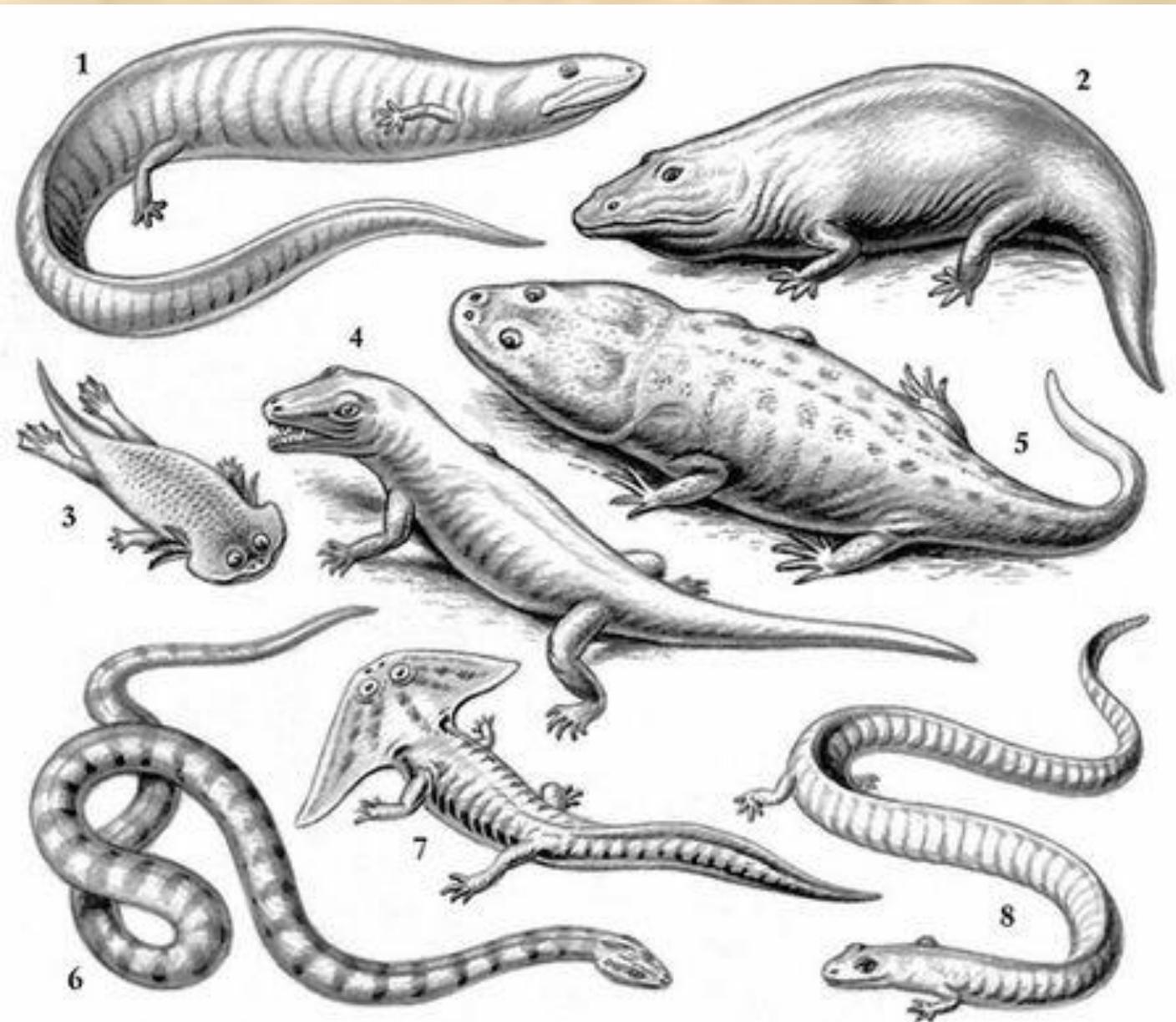
Происхождение и эволюция земноводных

- От ихтиостегид обособились три ветви земноводных, ранее объединяемых под общим названием стегоцефалов.
- Одна из них представлена так называемыми тонкопозвонковыми — *Lepospondyli*, от которых произошли современные хвостатые и безногие земноводные, другая — дугопозвонковыми — *Apsidospondyli*, прошедшими сложный путь эволюции, завершившийся появлением бесхвостых земноводных. Третья ветвь — антракозавры — *Anthracosauria* — эволюционировала медленно, но дала начало примитивным пресмыкающимся — *Seymouriamorpha*.
- Видимо, уже в верхнем девоне появились представители двух подклассов земноводных — тонкопозвонковых и дугопозвонковых, — господствовавших в наземной фауне каменноугольного периода и вытеснивших пресноводных кистеперых рыб из мелководных водоемов.
- Большинство древних земноводных исчезли в перми — начале триаса. Их вымирание, видимо, произошло не только под влиянием менявшихся условий жизни, в частности замены влажного и теплого климата более сухим континентальным, но и под воздействием конкурентов — появившихся к этому времени примитивных пресмыкающихся, которые обособились от антракозавров в середине каменноугольного периода путем приобретения приспособлений к более наземному образу жизни.

Эволюция земноводных



Вымершие земноводные



- 1 - Eogyrinus;
- 2 - Eryops;
- 3 - Gerrothorax;
- 4 - Seymouria;
- 5 - Metoposaurus;
- 6 - Ophiderpeton;
- 7 - Diplocaulus;
- 8 - Cardiocephalus.

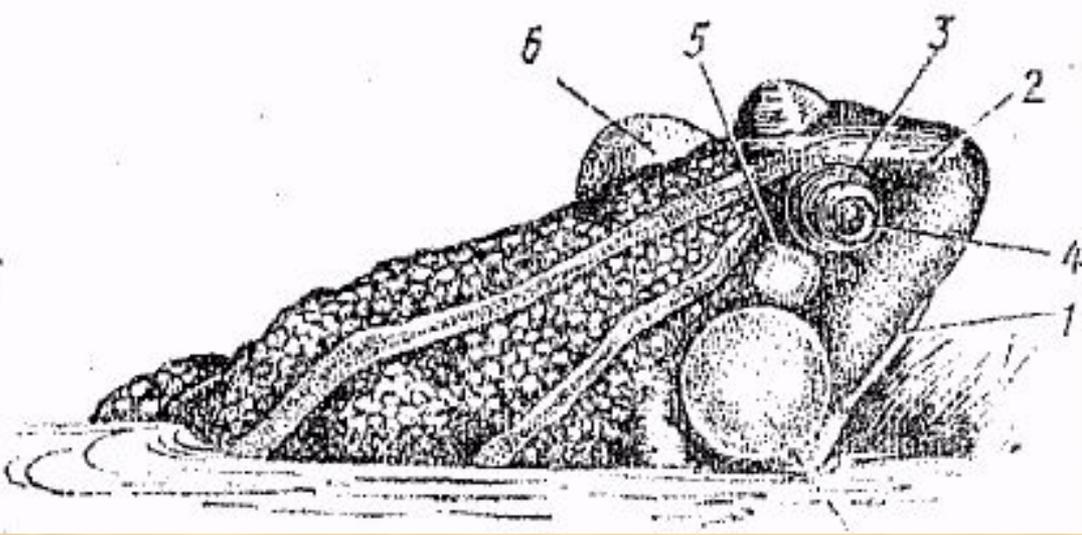
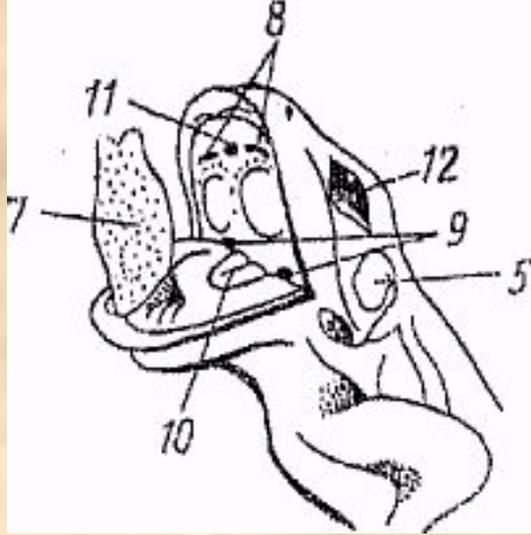
- Земноводные, или амфибии, — первые наземные позвоночные, еще сохранившие значительные связи с водной средой. У большинства видов яйца (икра) лишены плотных оболочек и могут развиваться только в воде. Вылупившиеся из яиц личинки ведут водный образ жизни и лишь затем совершают метаморфоз (превращение), во время которого формируются особенности взрослых, ведущих наземный образ жизни. Амфибии сохраняют значительную часть с водной средой (группа Anamnia). У большинства оплодотворение наружное, яйца лишены плотных оболочек. Личинки ведут водный образ жизни. Развитие с метаморфозом.
- Средний уровень метаболизма амфибий заметно выше уровня рыб.
- Вариации формы тела невелики: вальковатое, удлинненное, несколько сжатое с боков, с небольшой головой, длинным хвостом и одинаково развитыми конечностями (хвостатые); короткое, уплощенное дорзо-вентрально туловище с редуцированным хвостом, задние конечности в 2-3 раза длиннее передних и мощнее (бесхвостые); червеобразное с маленькой головой и лишенное конечностей (безногие).
- Для взрослых характерны парные конечности пятипалого типа с шарнирными суставами. Череп с двумя затылочными мышцелками подвижно соединяется с шейным позвонком. Скелет состоит из 4 отделов: шейный, туловищный, крестцовый и хвостовой. Шейный и крестцовый имеют по 1 позвонку. Пояс передних конечностей состоит из лопатки, ключицы, коракоида. Тазовый пояс причленяется к поперечным отросткам крестцового позвонка.
- У хвостатых — 13-62 туловищных и 22-36 хвостовых. У бесхвостых туловищных позвонков обычно 7, все 12 хвостовых сливаются в единую косточку — уростиль. У безногих общее число позвонков до 300.

- Небно-квадратный хрящ срастается с мозговой коробкой (аутостиличный череп), а верхний элемент подъязычной дуги — подвесок — превращается в косточку среднего уха — стремечко. Формируются два круга кровообращения, полностью не разобщенные: в сердце два предсердия, но один желудочек. Глаза имеют подвижные веки. Органы боковой линии у взрослых обычно исчезают. Передний мозг увеличивается и разделяется на два полушария; в его крыше есть скопления нервных клеток.
- Наряду с этим земноводные сохранили и признаки водных позвоночных. Кожа голая, покрытое слизью, проницаемая для воды и газов, имеет большое количество многоклеточных слизистых желез (и ядовитых), богата капиллярами. Эпидермис не ороговевший. В его нижних слоях и дерме расположены пигментные клетки, обеспечивающие видоспецифичность окраски.
- Органами выделения служат туловищные (мезонефрические) почки и кожа. Температура тела зависит от температуры окружающей среды и лишь слегка превышает последнюю (пойкилотермия).
- Около 4500 видов. 3 отряда: хвостатые; бесхвостые; безногие, 41 семейство и 430 родов. На территории Российской Федерации обитают 30 видов 2 отрядов, 8 семейств, 9 родов.

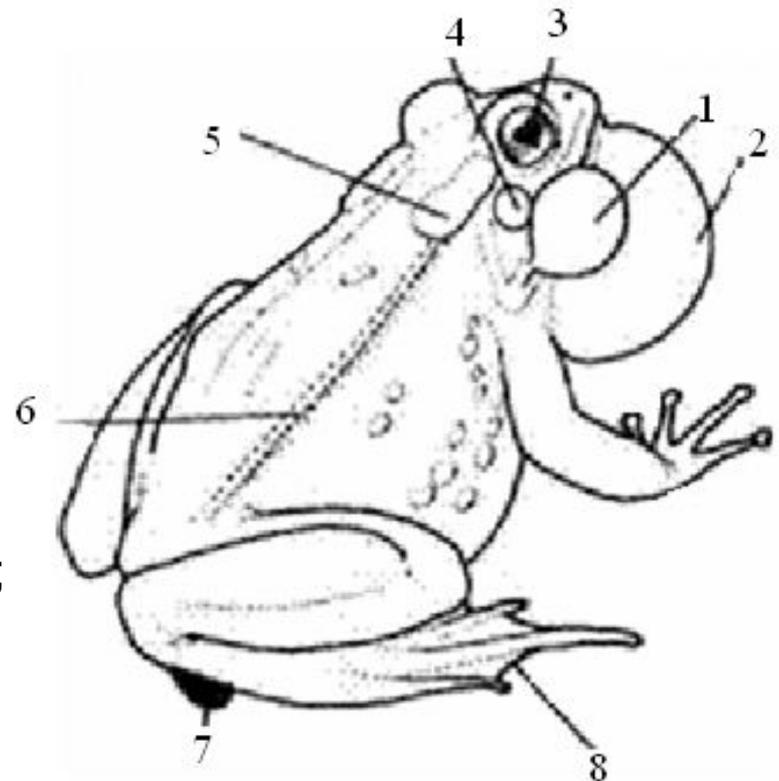
- 1. Череп сочленяется с позвоночником двумя мышцелками;
- 2. Имеется слуховая косточка, входящая в овальное окно;
- 3. Конечности наземного, пятипалого типа;
- 4. Эритроциты имеют ядра, двояковыпуклы и овальные;
- 5. Сердце состоит из 2 предсердий и 1 желудочка;
- 6. Имеется артериальный конус, снабженный клапанами;
- 7. Дуги аорты симметричны;
- 8. Жабры присутствуют на стадиях личиночного развития;
- 9. Почки мезонефрические, снабжены нефростомами;
- 10. «Боковая линия» присутствует у личинок;
- 11. Последним черепным нервом является блуждающий;
- 12. Непарные плавники, если они имеются, лишены поддержки хрящевых или костных лучей;
- 13. Истинная грудина и доходящие до нее ребра отсутствуют;
- 14. Обычно отсутствует специальный копулятивный орган;
- 15. Онтогенез протекает без развития амниона и аллантоиса.

Форма тела

- Вариации формы тела современных земноводных невелики: короткое, уплощенное дорзо-вентрально туловище с редуцированным хвостом, задние конечности длиннее и мощнее передних (отр, бесхвостые); вальковатое, удлиненное, иногда слегка сплющенное или сжатое с боков тело с небольшой головой, длинным хвостом и короткими конечностями (отр. хвостатые); лишенное конечностей червеобразное тело с маленькой головкой (отр. безногие). Размеры современных видов невелики: бесхвостые имеют длину 3-25 см, хвостатые 10-30 см и лишь немногие крупнее (исполинская саламандра - до 1,6 м); безногие (червяги) достигают длины 30-120 см.



Голова лягушки: 1 — рот; 2 — наружное носовое отверстие; 3 — верхнее веко; 4 — нижнее веко; 5 — барабанная перепонка; 6 — наружные резонаторы; 7 — язык; 8 — хоаны; 9 — отверстия евстахиевых труб; 10 — гортанная щель; 11 — сошниковые зубы; 13 — глаз.

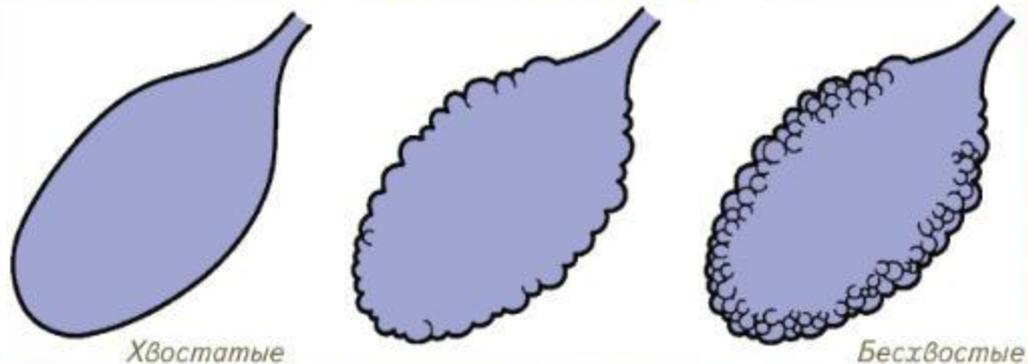


Внешнее строение лягушки: 1 и 2 — резонатор; 3 — глаз; 4 - барабанная перепонка; 5 — паратиды; 6 — средняя линия; 7 — пяточный бугор; 8 — плавательная перепонка.



Земноводные

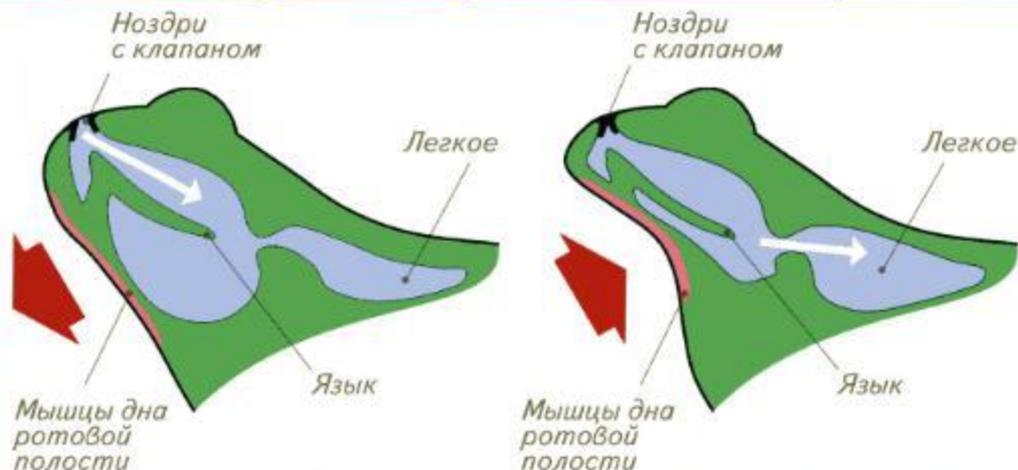
Строение лёгких.



Лёгкие

-представляют собой небольшие вытянутые мешочки с тонкими эластичными стенками.

Механизм дыхания земноводных.



Дыхание происходит за счет опускания и подъема дна ротовой полости.

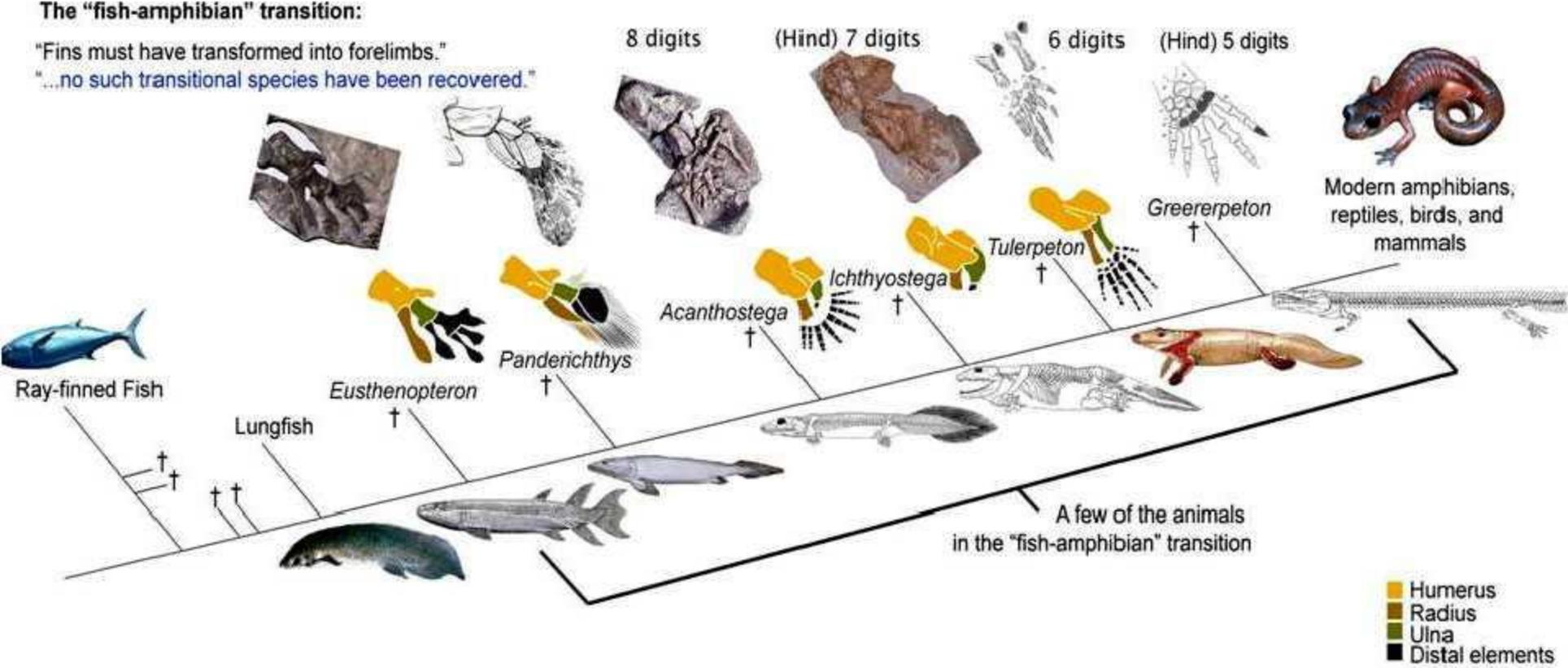
Лёгкие у земноводных примитивны, Поэтому важное значение в газообмене имеет

кожа.

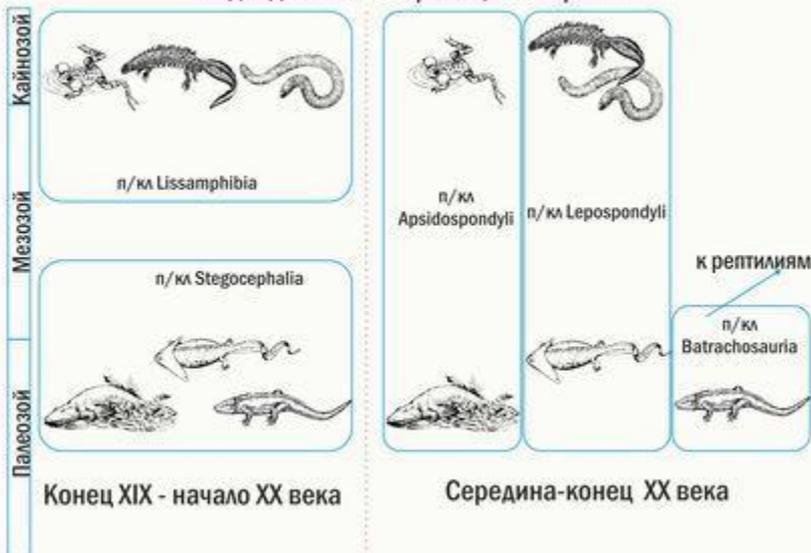
The "fish-amphibian" transition:

"Fins must have transformed into forelimbs."

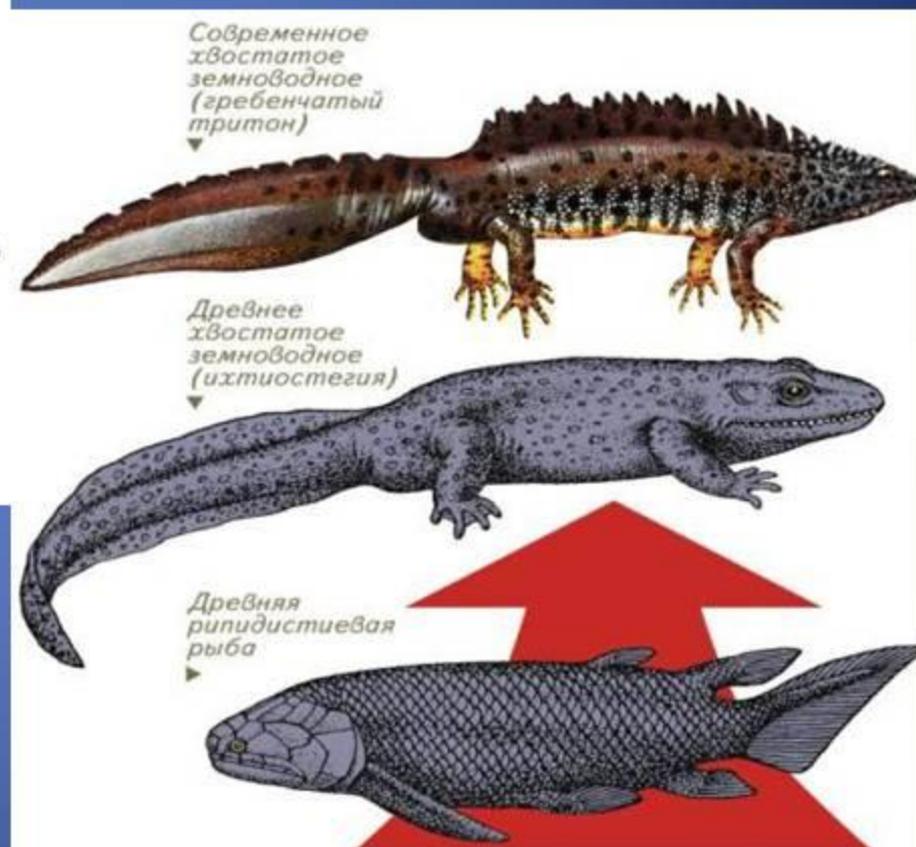
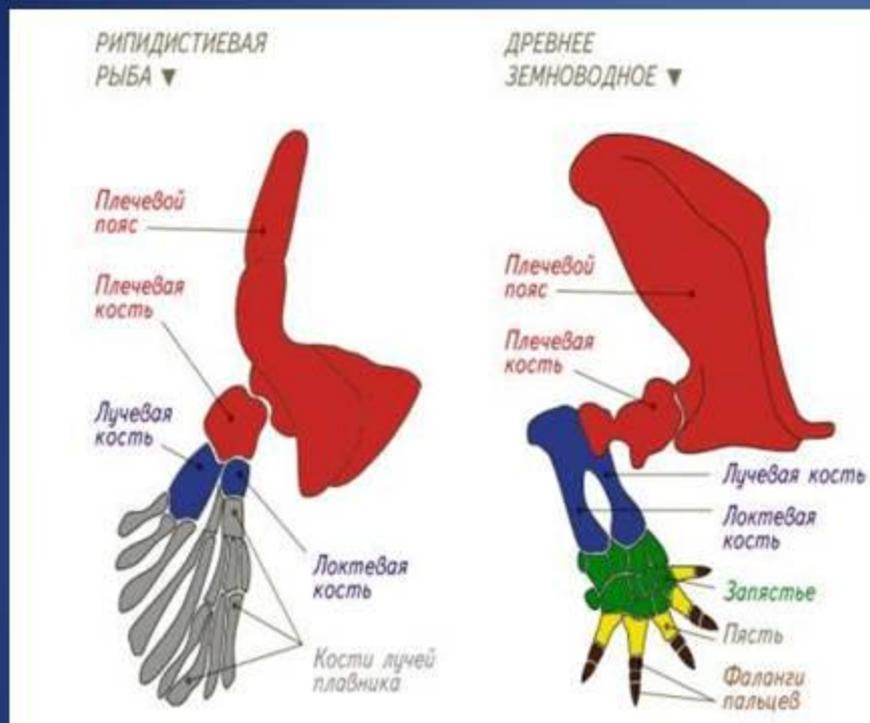
"...no such transitional species have been recovered."



Подходы к классификации амфибий

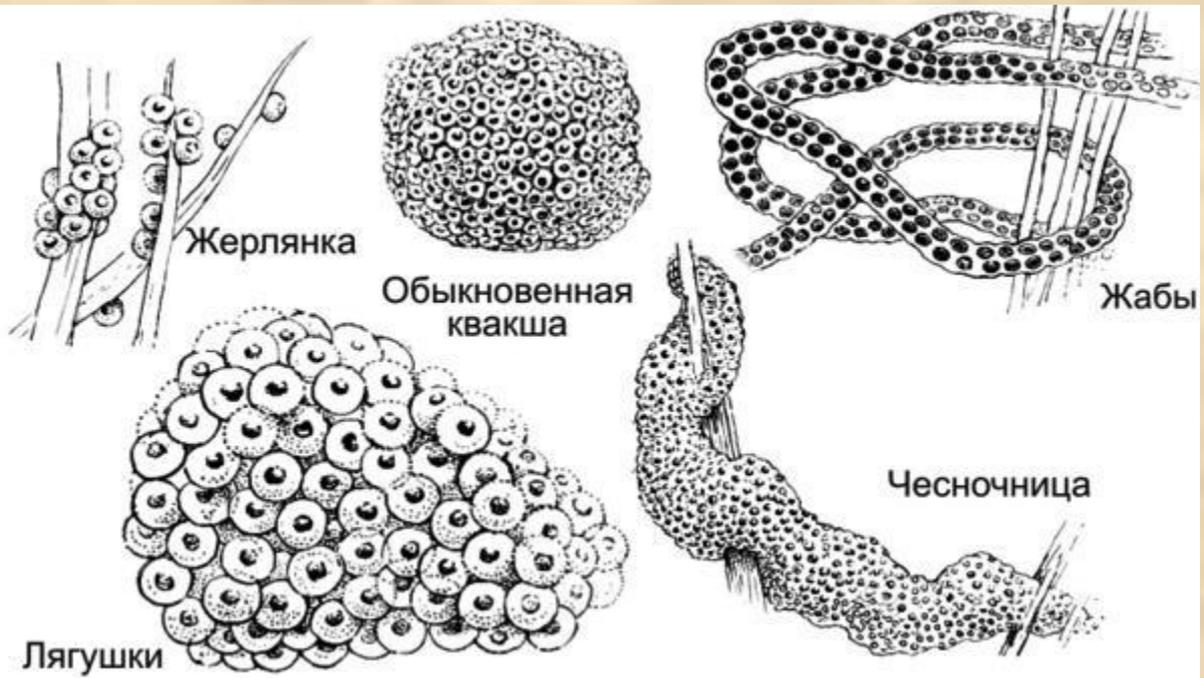


ПРОИСХОЖДЕНИЕ ЗЕМНОВОДНЫХ



У давно вымерших рипидистиевых рыб скелет конечности соответствовал плану строения конечности наземных позвоночных. Поэтому их считают той группой, от которой произошли земноводные.

Три этапа происхождения земноводных: рипидистиевая рыба, самое древнее ископаемое земноводное (ихтиостегия) и современное хвостатое земноводное.



Покровы земноводных

Выделяемый кожными железами секрет может содержать раздражающие или ядовитые вещества (жерлянки, жабы, некоторые саламандры). В секрете содержатся и вещества, имеющие сигнальное значение; они влияют на поведение других особей. В нижних слоях эпидермиса и в дерме расположены пигментные клетки, обуславливающие видоспецифичность окраски. Окраска земноводных выполняет различные функции: маскировки (криптическая, или защитная, окраска); предупреждения и отпугивания у видов, имеющих ядовитые железы (апосематическая окраска с яркими цветными пятнами); полового различия - у самцов окраска часто становится более яркой к началу размножения, облегчая встречу половозрелых особей и стимулируя спаривание. Немногие виды способны изменять интенсивность окраски в зависимости от цвета фона; лучше всего эта способность выражена у некоторых древесных лягушек.

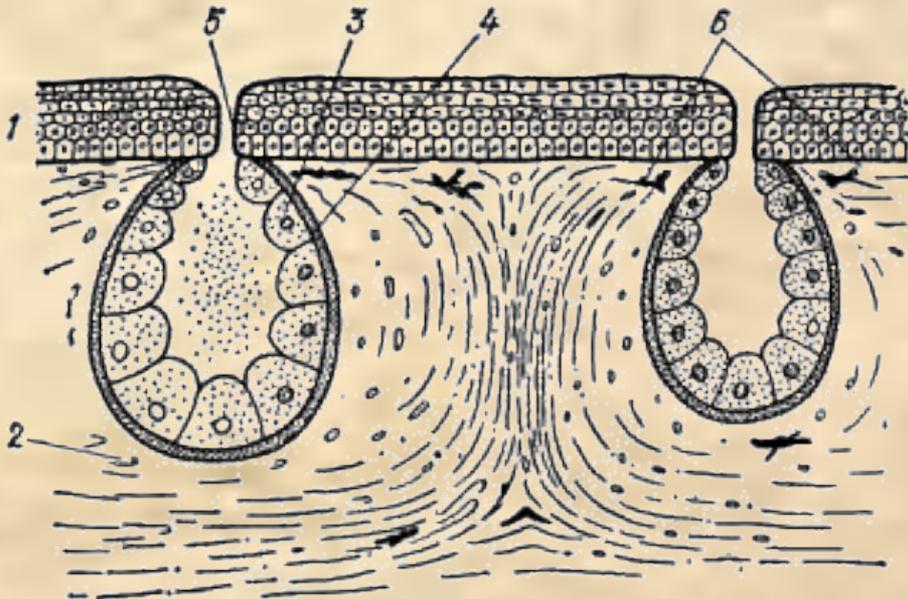


Схема строения кожи лягушки (разрез):

1 — эпидермис, 2 — кориум,

3 — железистые клетки кожной железы,

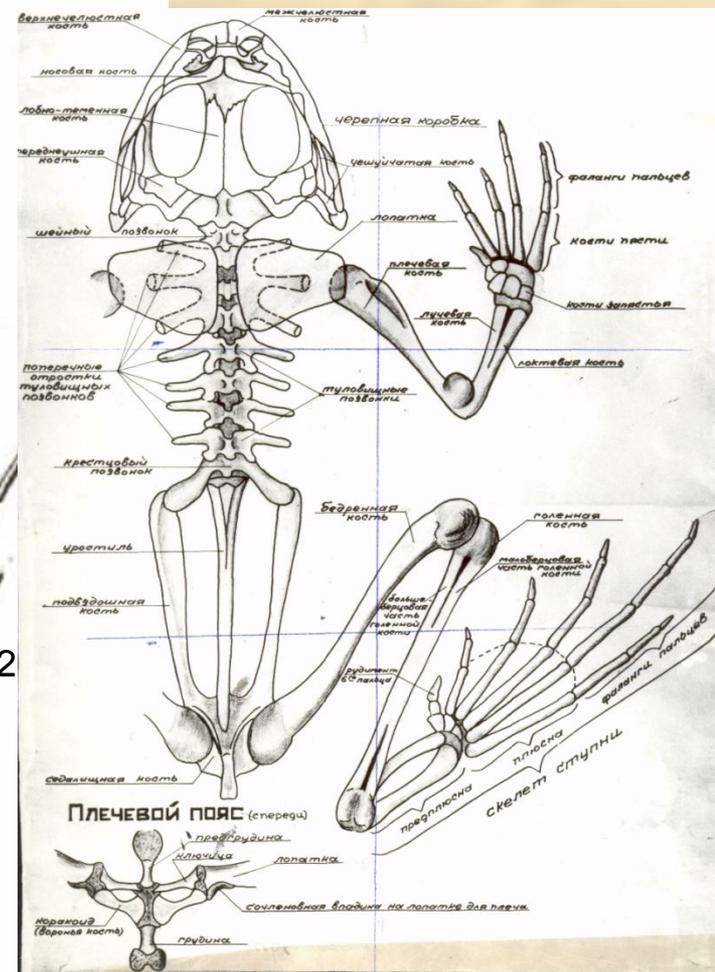
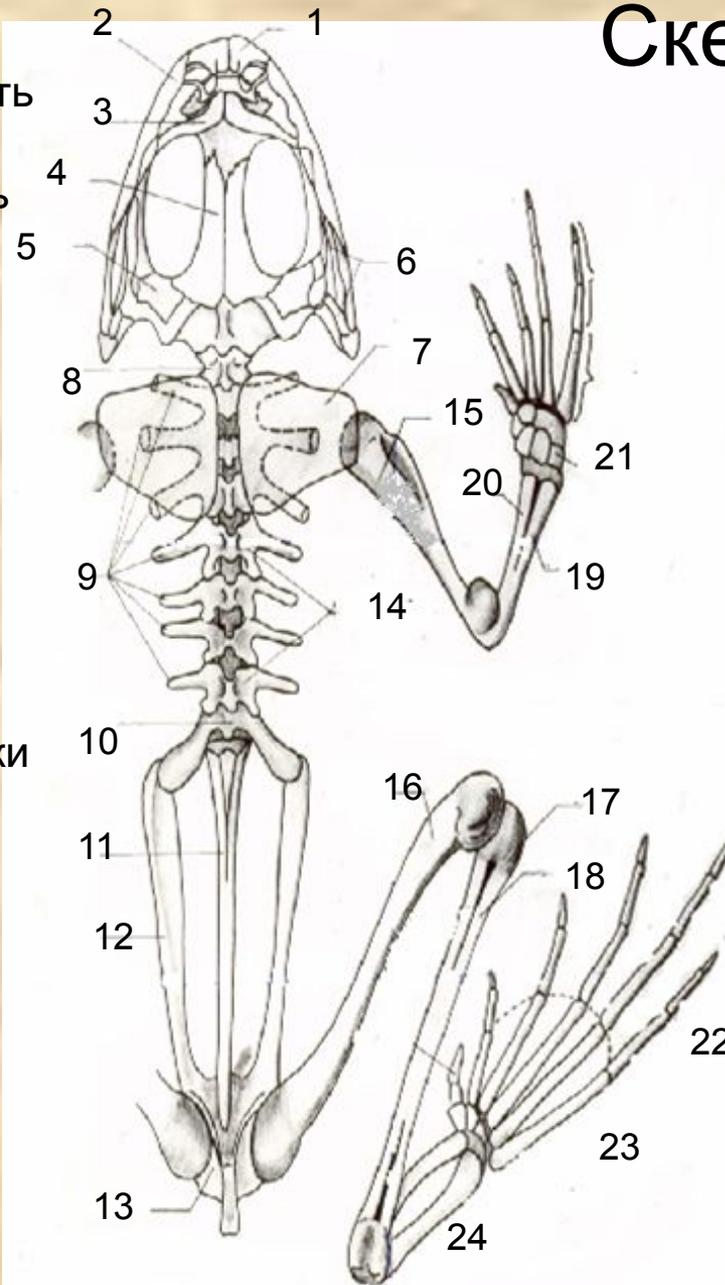
4 — мускульный покров железы,

5 - выводной проток кожной железы,

6 — пигментные клетки.

Скелет лягушки

- 1-межчелюстная кость
- 2-верхнечелюстная кость
- 3-носовая кость
- 4-лобно-теменная кость
- 5-переднеушная кость
- 6-чешуйчатая кость
- 7-лопатка
- 8-шейный позвонок
- 9-поперечные отростки туловищных позвонков
- 10-крестцовый позвонок
- 11-уростиль
- 12-подвздошная кость
- 13-седалищная кость
- 14-туловищные позвонки
- 15-плечевая кость
- 16-бедренная кость
- 17-голенная кость
- 18-малоберцовая кость
- 19-локтевая кость
- 20-лучевая кость
- 21-кости запястья
- 22-фаланги пальцев
- 23-плюсна
- 24-предплюсна

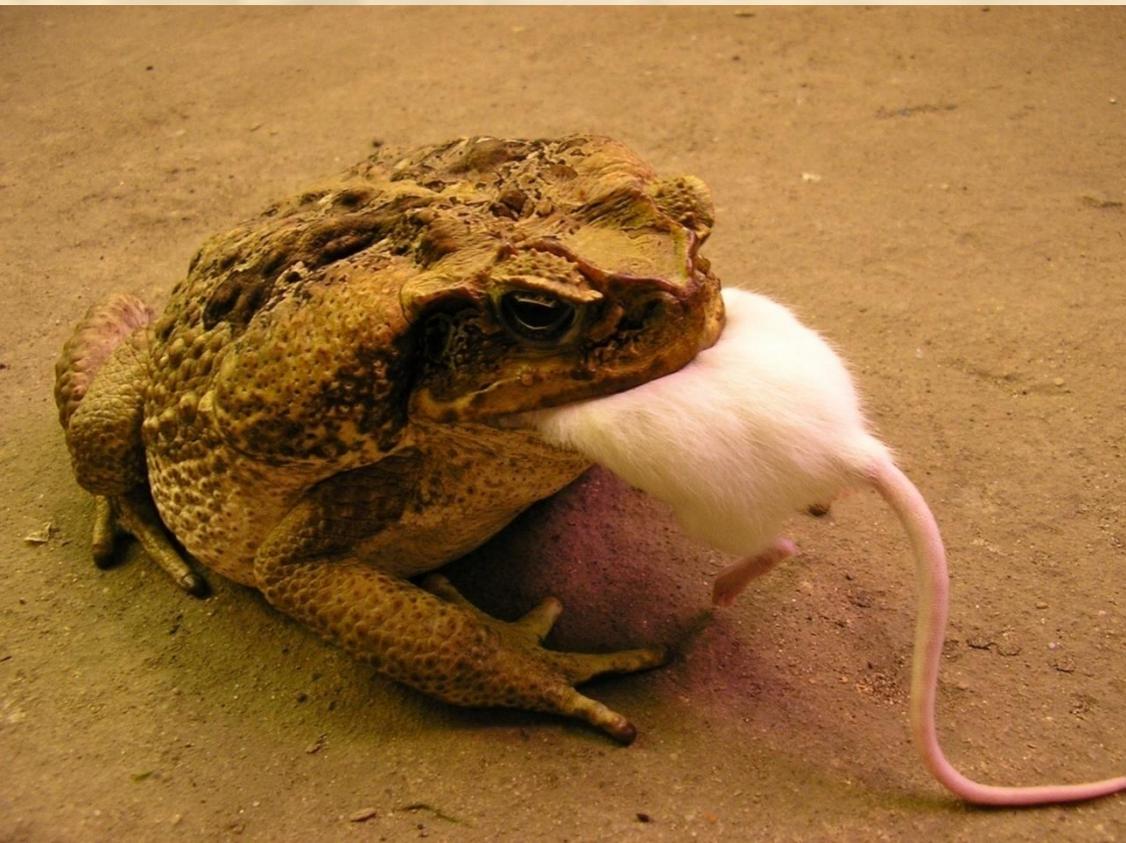


Мышцы лягушки

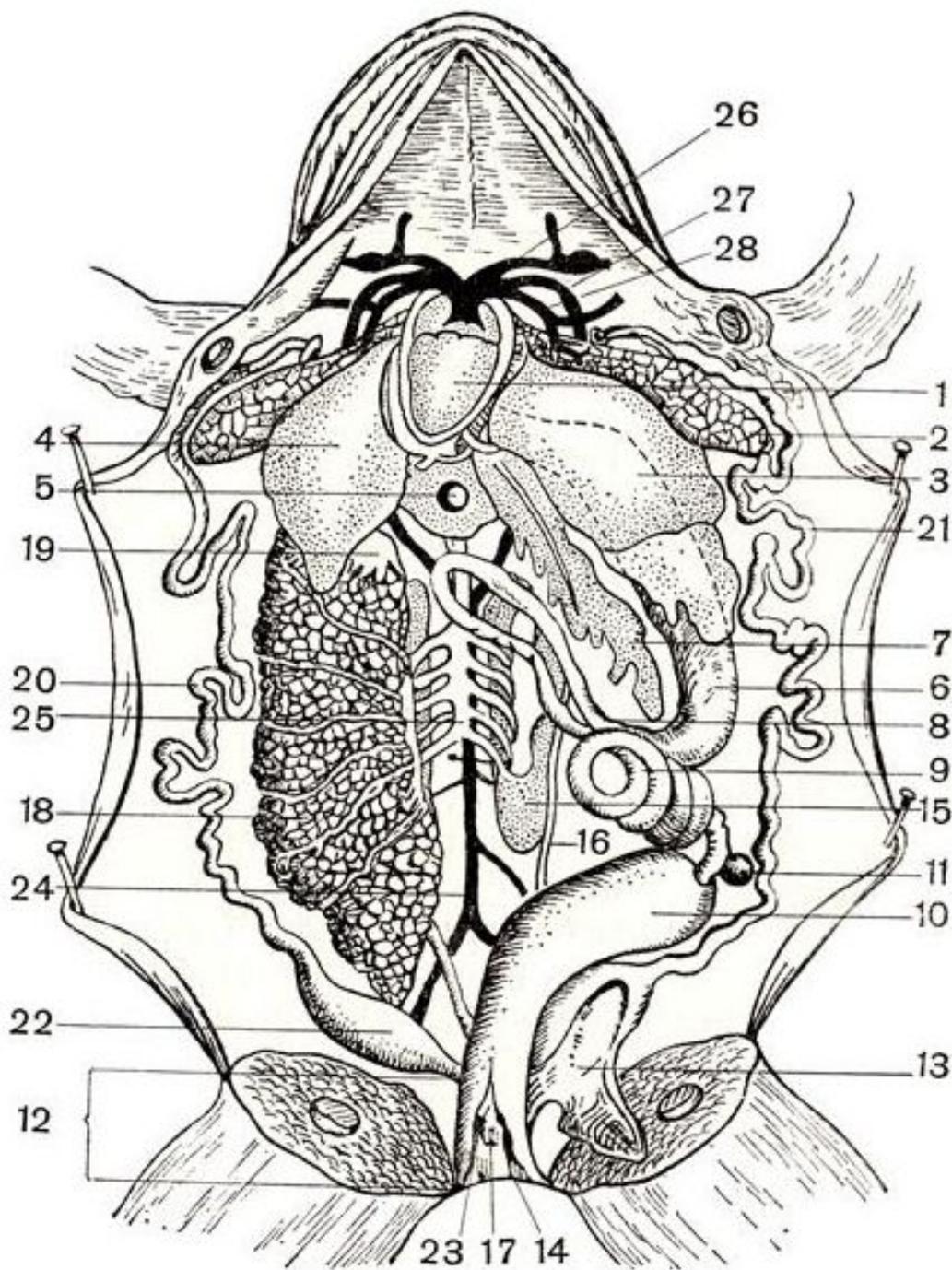
Основная масса мускулатуры дифференцирована: обособившиеся участки мышечных сегментов сливаются в лентовидные мышцы. Резко возрастает масса мускулатуры конечностей, представленной сложной системой мускулов — антагонистов: сгибающих и разгибающих суставы, приводящих конечность к туловищу и отводящих ее в сторону и т. д. Усложняется и специализируется мускулатура ротовой полости (жевательная, языка, дна ротовой полости), не только участвующая в захвате и проглатывании пищи, но и обеспечивающая вентиляцию ротовой полости и легких.



- Все современные земноводные во взрослом состоянии животоядные. Они поедают разнообразных мелких беспозвоночных: насекомых и их личинок, многоножек, пауков, ракообразных, червей и т. д. Водные виды могут ловить молодь рыб, а самые крупные из них ловят земноводных и их личинок, птенцов водоплавающих птиц, попавших в воду мелких грызунов. Ведущие роющий образ жизни безногие (червяги) питаются почвенными беспозвоночными, а некоторые виды поселяются в термитниках и муравейниках, поедая их обитателей.



- Способы ловли добычи однообразны. Ориентируются на обоняние, осязание и зрение. Добыча схватывается челюстями. Могут помогать конечности. Ротовое отверстие широкое. Ведет в ротоглоточную полость, переходящую в пищевод. У некоторых есть зубы.



Вскрытая самка лягушки: 1 — сердце; 2 — легкое; 3 — левая лопасть печени; 4 — правая лопасть печени; 5 — желчный пузырь; 6 — желудок; 7 — поджелудочная железа; 8 — двенадцатиперстная кишка; 9 — тонкая кишка; 10 — толстая кишка; 11 — селезенка; 12 — клоака; 13 — мочевой пузырь; 14 — отверстие мочевого пузыря в клоаке; 15 — левая почка с надпочечником (светлая полоска); 16 — мочеточник; 17 — отверстие мочеточников в клоаку; 18 — правый яичник (левый удален); 19 — жировое тело; 20 — яйцеводы (правый и левый); 21 — воронка яйцевода; 22 — маточный отдел яйцевода; 23 — отверстие яйцевода в клоаке; 24 — спинная аорта; 25 — задняя полая вена; 26 — общая сонная артерия; 27 — левая дуга аорты; 28 — легочная артерия.

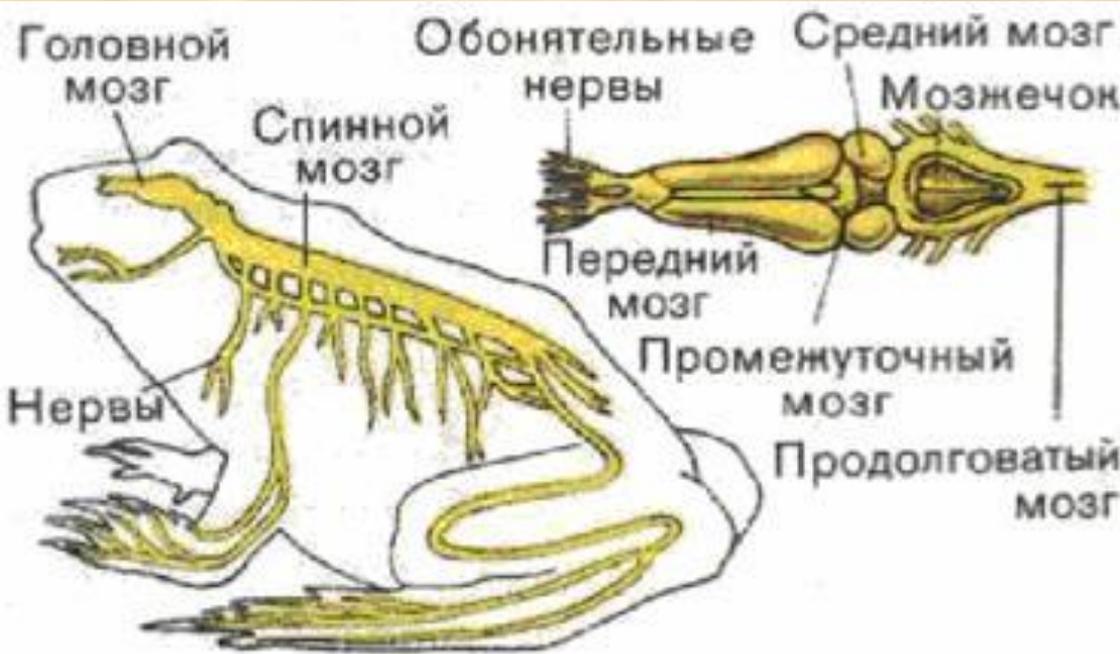
Rana temporaria



В передней части неба в ротоглоточной полости открываются парные хоаны. На дне задней части ротоглоточной полости – поддерживаемая хрящами гортанная щель.

Слизистая оболочка этой полости имеет густую капиллярную сеть.

Нервная система



Переход к наземному образу жизни сопровождался преобразованием центральной нервной системы и органов чувств. Относительные размеры головного мозга земноводных по сравнению с рыбами заметно не возрастают. У современных земноводных заметно увеличиваются относительные размеры переднего мозга, разделившегося на два полушария с самостоятельной полостью — боковым желудочком — в каждом из них. Скопления нервных клеток образуют не только полосатые тела (*corpora striata*) в дне боковых желудочков, но и тонкий слой в крыше полушарий — первичный мозговой свод — архипаллиум (*archipallium*) (из современных рыб он есть у двоякодышащих).

Особенности дыхания

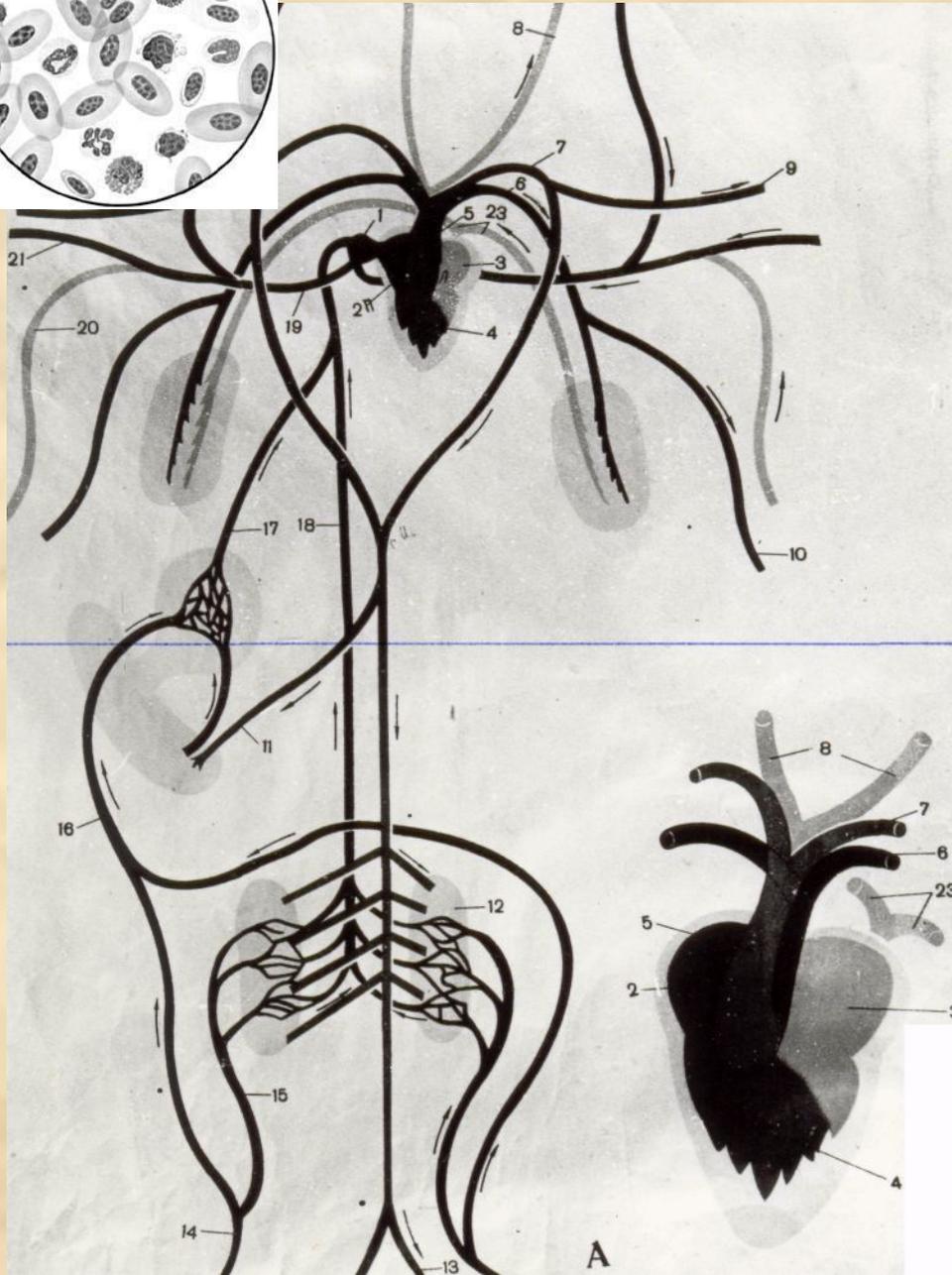
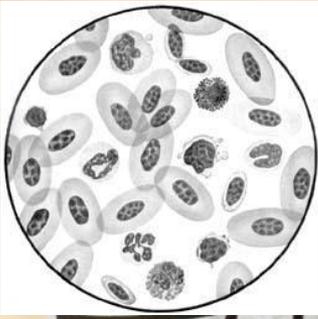


Множественность дыхания

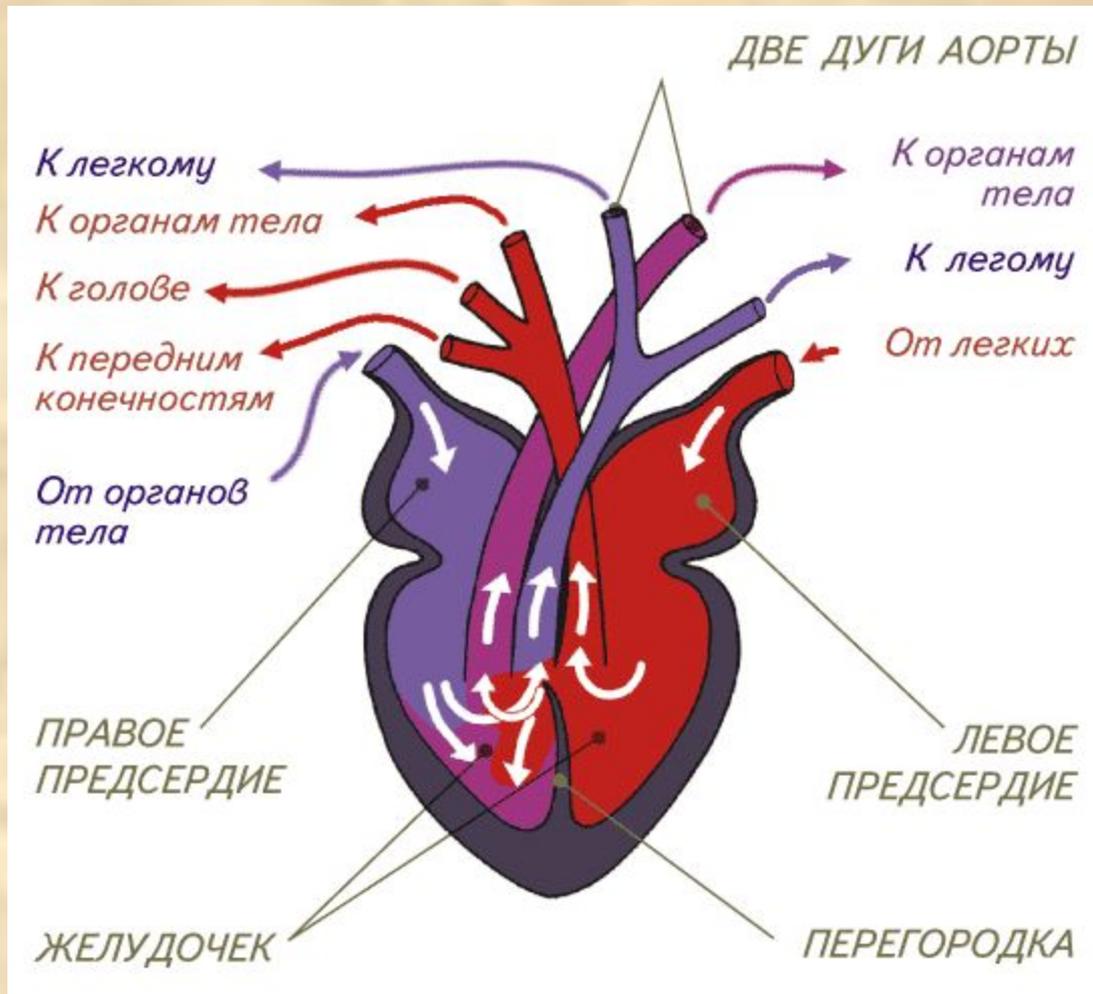
- У личинок – кожа, наружные и внутренние жабры. Один круг кровообращения.
- У взрослых – легкие, кожа и слизистая ротоглоточной полости.
- В поглощении кислорода и выделении углекислоты участвуют: у личинок — кожа, наружные и внутренние жабры, у взрослых — легкие, кожа и слизистая оболочка ротоглоточной полости. У некоторых видов хвостатых земноводных и у взрослых сохраняются наружные жабры и недоразвиваются или редуцируются легкие.

- Два круга кровообращения. Сердце трехкамерное. Левое предсердие принимает кровь из легких, в правое поступает венозная кровь со всего тела с примесью артериальной, идущей от кожи. Из предсердий кровь – в желудочек. От него продолжается артериальный конус, за которым – брюшная аорта.
- У бесхвостых аорта делится на 3 пары крупных сосудов: сонные артерии, дуги аорты, легочные артерии. От легочных ответвляются кожные артерии.

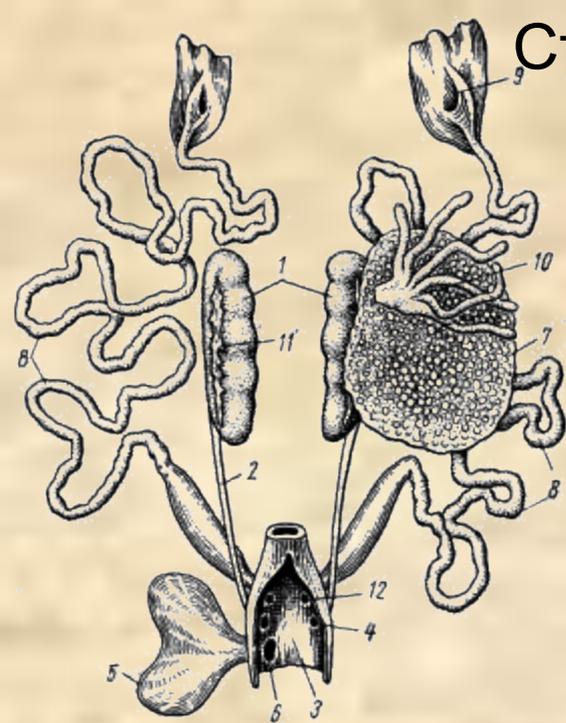
Кровеносная система лягушки



1. Венозный синус
2. Правое предсердие.
3. Левое предсердие.
4. Желудочек.
5. Артериальный конус.
6. Левая легочная артерия.
7. Левая дуга аорты.
8. Сонные артерии.
9. Левая подключичная артерия.
10. Левая кожная артерия.
11. Кишечная артерия.
12. Почки.
13. Левая подвздошная артерия.
14. Правая подвздошная артерия.
15. Воротная вена почек.
16. Брюшная аорта.
17. Печеночная вена.
18. Задняя полая вена.
19. Правая передняя полая вена.
20. Кожная вена.
21. Правая подключичная вена.
23. Легочная вена

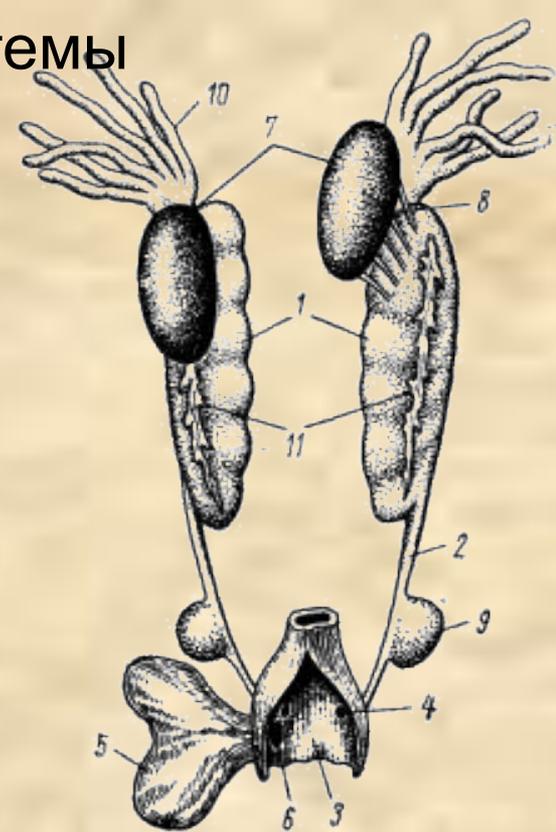


Строение мочеполовой системы



Земноводные раздельнополы.
Половые железы парные.
Взаимоотношения половых и
мочевых протоков сходны с
таковым у хрящевых и
некоторых групп костных рыб,
в том числе и кистеперых.

Мочеполовая система самки лягушки:
1 — почка, 2 — мочеточник, 3 — полость
клоаки, 4 — мочевого отверстия, 5 —
мочевой пузырь,
6 — отверстие мочевого пузыря, 7 —
левый яичник (правый яичник на
рисунке не изображен),
8 — яйцевод, 9 — воронка яйцевода, 10
— жировое тело (жировое тело правой
стороны не изображено), 11 —
надпочечник, 12 — половое отверстие
(отверстие яйцевода)

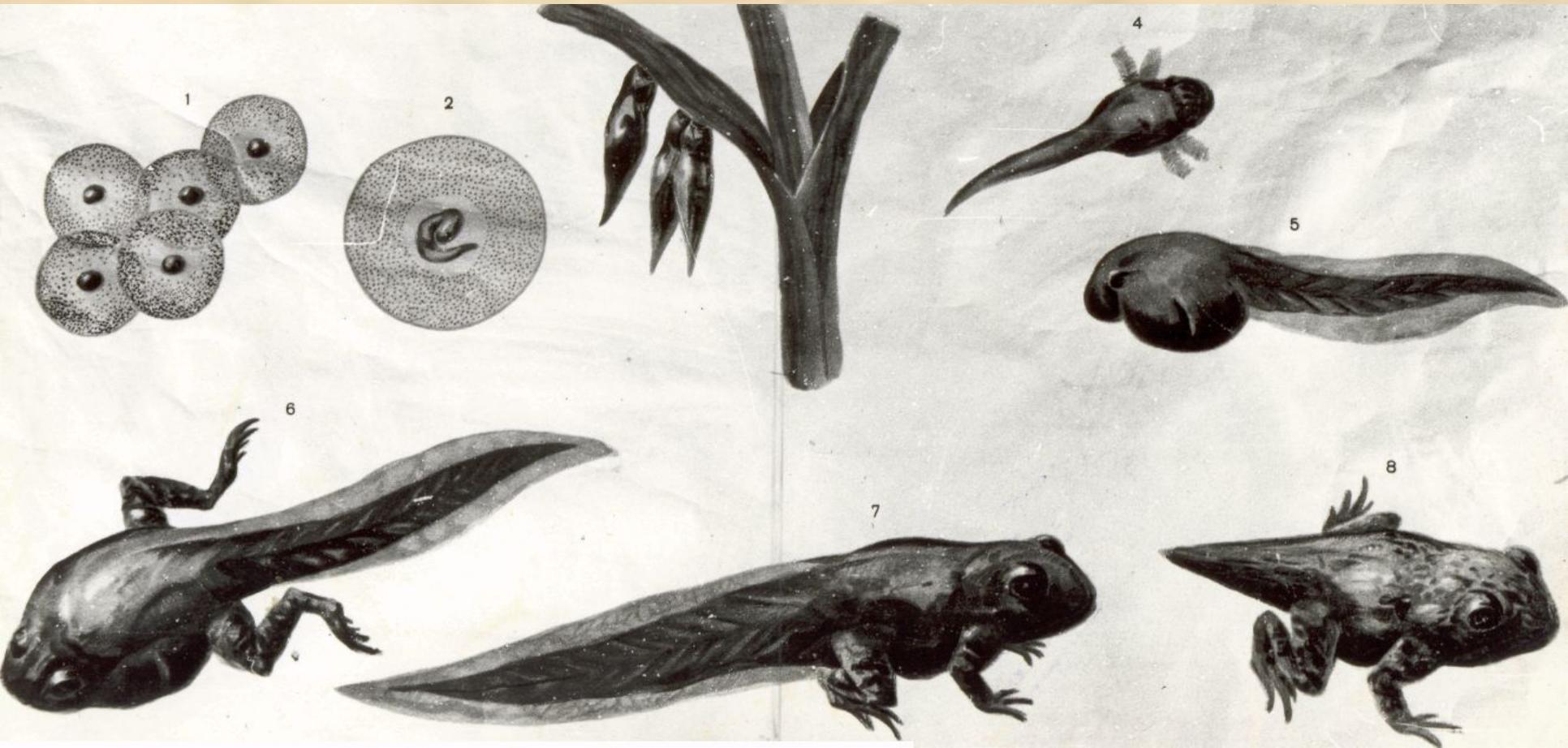


Мочеполовая система самца лягушки:
1 — почка, 2 — мочеточник (он же
семяпровод), 3 — полость клоаки,
4 — мочеполовое отверстие, 5 —
мочевой пузырь, 6 — отверстие
мочевого пузыря,
7 — семенник, 8 — семявыносящие
канальцы, 9 — семенной пузырек,
10 — жировое тело, 11 — надпочечник

Размножение земноводных



Развитие земноводных



1. Яйцо.
2. Головастики незадолго до вылупления.
3. Только что вылупившиеся головастики.
4. Головастики с наружными жабрами.
5. Головастики с хорошо развитыми жаберными крышечками.
6. Головастики с хорошо развитыми задними конечностями.
7. Головастики во время метаморфоза.
8. Молодая лягушка с исчезнувшим наполовину хвостом.

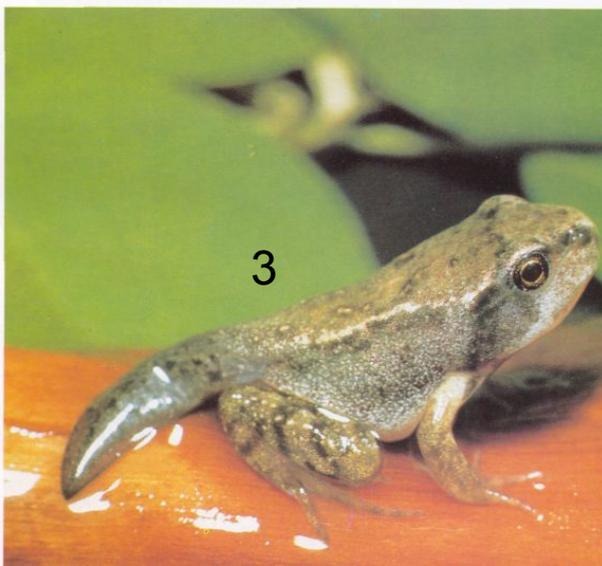


Особенности метаморфоза

У бесхвостых земноводных сформировавшиеся личинки освобождаются от оболочек и при помощи специального органа — присоски прикрепляются к водным растениям или пустым оболочкам яиц. В это время у личинки еще не прорвалось ротовое отверстие, есть наружные жабры; она питается остатками желтка. Жаберная крышка, постепенно покрывает как жаберные щели с развивающимися внутренними жабрами, так и начавшие редуцироваться наружные жабры. Через несколько дней у головастика прорывается ротовое отверстие, окаймленное бахромчатыми губами; на их внутренней поверхности образуются многочисленные мелкие роговые зубчики и прочные, с острым режущим краем роговые челюсти. С этого времени головастики начинают активно питаться, поедая тину и соскабливая нарастания с водных растений. Увеличивающийся хвост служит не только органом движения, но выполняет дыхательную функцию, так как в нем развивается мощная капиллярная сеть.

Примерно на 20—25-й день появляются в виде бугорков зачатки конечностей, начинается метаморфоз. В последней его фазе передние конечности прорываются наружу, исчезают жабры и зарастают жаберные щели, спадают роговые челюсти, увеличиваются глаза, заканчивается формирование скелета и преобразование внутренних органов, постепенно рассасывается хвост и головастик превращается в маленькую лягушку.

Метаморфоз травяной лягушки (*Rana temporaria*)



Головастик - типичная личинка бесхвостых земноводных. У него крупная шарообразная голова и мускулистый, сплюснутый с боков хвост, предназначенный для плавания. Головастика в возрасте до одной недели отличает наличие внешних жабр (1), которые позже покрываются кожными складками и оказываются замкнутыми в жаберной камере (2). Со временем у головастика отрастают конечности, затем отпадает хвост, и он приобретает вид взрослой особи (3).

Скорость эмбрионального развития очень сильно зависит от температуры воды. Поэтому от откладки икры до вылупления личинок у наших лягушек проходит от 5 до 15—30 дней.



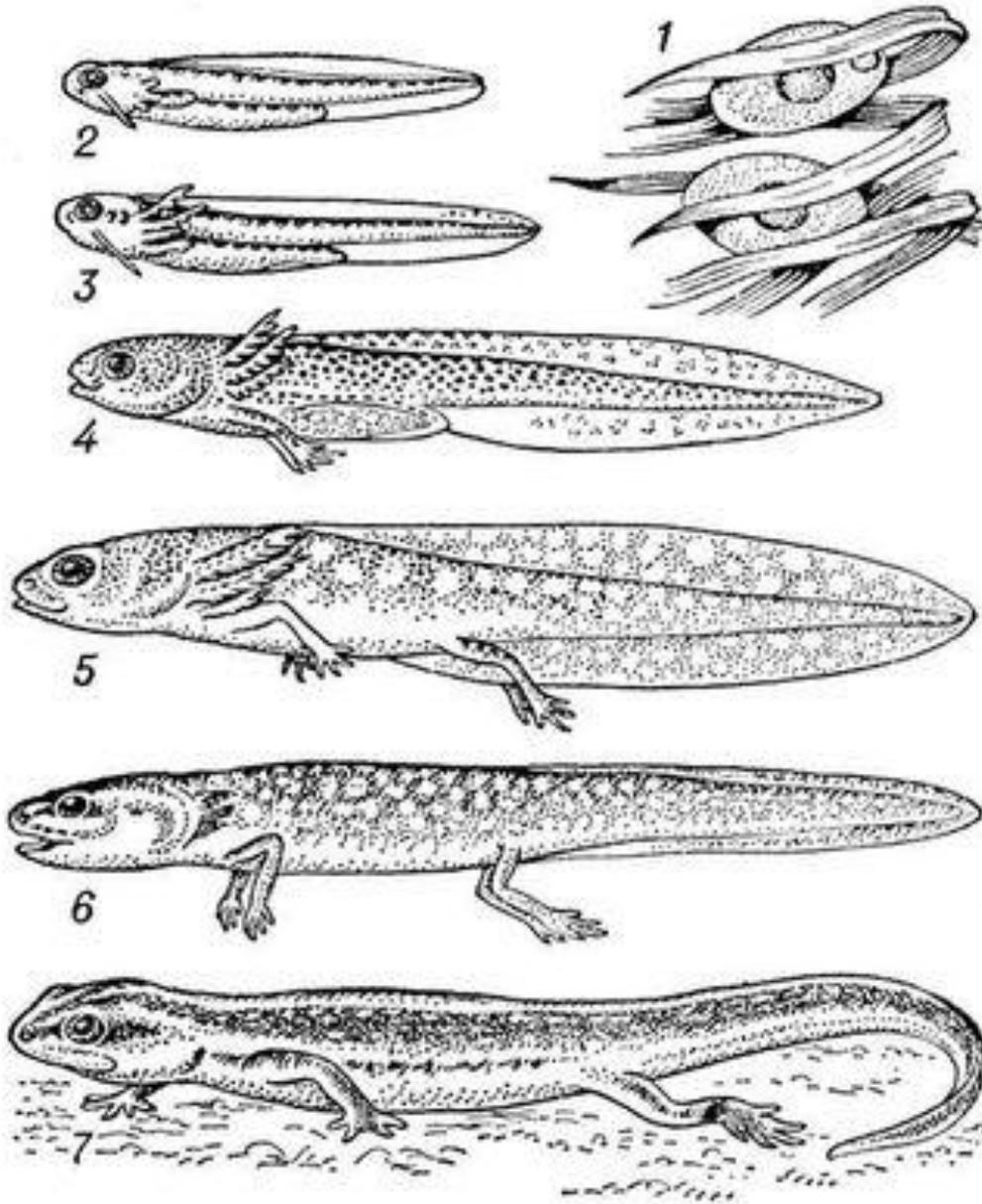
В процессе метаморфоза увеличивается рот, появляется барабанная перепонка (1), а также развиваются столь характерные для этих животных «выпученные» глаза. Межпальцевые перепонки являются еще одним приспособлением к водному образу жизни (2).



Размножение хвостатых



Развитие хвостатого земноводного - тритона



1 - яйца; 2 - личинка в момент выклева; 3 - стадия прорыва ротового отверстия и начала ветвления наружных жабр; 4 - стадия полного развития наружных жабр и расчленения передних конечностей; 5 - стадия расчленения передних и задних конечностей; 6 - начало редукции жабр и плавниковых складок; 7 - стадия выхода на сушу.

У хвостатых земноводных личинки вылупляются более сформированными: сильнее развит хвост, больше наружные жабры. Уже на следующий день, прорываются жаберные щели, формируется рот и личинка начинает питаться, охотясь за мелкими беспозвоночными. В возрасте 2—3 недель появляются передние, а затем и задние конечности. Метаморфоз проходит постепенно: развиваются легкие и идут соответствующие перестройки в кровеносной системе, одновременно уменьшаются наружные жабры.

Лекция закончена.
Благодарю за внимание.
Ваши вопросы.



Червяга (отряд Безногие)