

Лекция 12. Надкласс Наземные позвоночные (Tetrapoda)

Класс Земноводные (Amphibia)

Характеристика класса

Земноводные – первые позвоночные животные, вышедшие на сушу, но не потерявшие связи с водной средой. Размножение происходит в воде, имеется водная рыбообразная личинка. Кроме того, тесная связь с водой характерна для большинства видов земноводных и во взрослом состоянии, поэтому они имеют приспособления к жизни и в воде, и на суше.

Покровы представлены кожей, мягкой, голой, проницаемой для газов и воды.

Скелет и мышцы. В скелете происходит ряд преобразований, связанных с наземным образом жизни. Обособляются шейный и крестцовый отделы позвоночника, имеющие по одному позвонку. Череп, с помощью двух мыщелков, подвижно причленяется к шейному позвонку. Из парных плавников пресноводных кистеперых рыб для передвижения по суше формируются конечности, представляющие собой систему рычагов. Мускулатура утрачивает метамерное строение, представлена множеством отдельных мышц.

Дыхательная система. Дыхательная система амфибий интересна тем, что в процессе развития происходит переход от жаберного дыхания к легочному. Большое значение имеет кожное дыхание. Дыхательные пути развиты слабо.

Кровеносная система. Так как появились легких, возникает легочный (малый) круг кровообращения. Сердце амфибий становится трехкамерным, от него отходят три пары артериальных дуг. Обмен веществ еще не очень интенсивный, земноводные не способны поддерживать постоянную температуру тела, относятся к пойкилотермным животным.

Нервная система. В головном мозге увеличиваются и полностью разделяются большие полушария переднего мозга. Средний мозг и мозжечок развиты незначительно. От головного мозга отходит 10 пар черепно-мозговых нервов.

Жизнь в воздушной среде привела к появлению ряда особенностей в органах чувств. За счет выпуклой роговицы и уплощенного хрусталика улучшается аккомодация. Для предохранения глаз от засорения и высыхания у амфибий появляются подвижные веки и мигательные перепонки. Для восприятия звуков в воздушной среде появляются барабанная перепонка, за ней – воздушная полость среднего уха и одна слуховая косточка – стремечко, которая проводит колебания к внутреннему уху. Евстахиевой трубой полость среднего уха сообщается с ротовой полостью. Появляются хоаны, внутренние ноздри, носовые ходы становятся сквозными.

Многообразие. В современной фауне насчитывается более 4000 видов земноводных, которых разделяют на отряды Бесхвостые (Anura), Хвостатые (Caudata) и Безногие (Apoda).

Выходу земноводных на сушу способствовали следующие ароморфозы: 1. Появились легкие и легочное дыхание. 2. Усложнилась кровеносная система, развился легочный круг кровообращения, т. е. у амфибий два круга кровообращения – большой и малый. Сердце стало трехкамерным. 4. Сформировались парные, пятипалые конечности, представляющие собой систему рычагов с шарнирными суставами и предназначенные для передвижения по суше. 5. Появился шейный отдел в позвоночнике, обеспечивший движение головы, и крестцовый отдел, место прикрепления тазового пояса. 6. Появились среднее ухо, веки, хоаны.

Строение и жизнедеятельность. У хвостатых земноводных удлиненное тело, длинный хвост, есть конечности. Бесхвостые имеют уплощенное в спинно-брюшном направлении короткое тело, хвост отсутствует. У Безногих удлиненная червеобразная форма тела с многочисленными кольцевидными складками голой кожи, конечностей нет, хвост короткий.

Покровы представлены многослойным эпидермисом и дермой. Кожа мягкая, голая, проницаемая для газов и воды и пронизанная сетью кровеносных сосудов. Она функционирует у земноводных как дополнительный орган дыхания, поэтому содержит многочисленные железы, постоянно выделяющие слизь. Увлажнение кожи связано с тем, что газообмен между ор-

ганизмом и средой может происходить только через водную пленку. Кроме слизистых, имеются еще и ядовитые железы.

Филогения. Девонский период палеозойской эры, в котором возникли первые земноводные, видимо, характеризовался сезонными засухами, во время которых жизнь во многих пресных водоемах была для рыб затруднительна. Обеднению воды кислородом и затрудненности плавания в ней способствовала гниющие остатки обильной растительности, произраставшей в каменноугольное время по болотам и берегам водоемов. В этих условиях некоторые рыбы могли подниматься на поверхность и заглатывать воздух, сформировались лёгочные мешки. Но при сильном усыхании водоемов жизнь для рыб становилась уже невозможной. Неспособные к передвижению по суше, они погибали. Только те из водных позвоночных, которые одновременно со способностью к лёгочному дыханию приобрели конечности, могущие обеспечить передвижение по суше, могли переживать эти условия. Они выползали на сушу и переходили в соседние водоемы, где еще сохранялась вода.

Переход позвоночных от водного к наземному образу жизни и появление земноводных сопровождалось появлением двух решающих приспособлений: дыхания кислородом атмосферы и передвижения по твёрдому субстрату. Другими словами, жаберное дыхание должно было замениться легочным, а плавники – пятипалыми конечностями, представляющими собой систему рычагов, служащими для опоры тела и передвижения. Параллельно изменялись и другие системы органов. Большинство исследователей считают, что земноводные произошли от пресноводных кистеперых *рипидистиевых* рыб 370-350 млн лет назад. Сначала появились *ихтиостегиды*, затем *стегоцефалы* – панцирноголовые. Первые амфибии, появившиеся в пресных водоемах в конце девона – ихтиостегиды. Они были настоящими переходными формами между кистеперыми рыбами и земноводными. Так, у них были рудименты жаберной крышки, настоящий рыбий хвост, кожа была покрыта мелкой рыбьей чешуей. Однако наряду с этим они имели парные пятипалые конечности наземных позвоночных. Ихтиостегиды жили не только в воде, но и на суше.

Особенности строения и размножения.

С особенностями строения познакомимся на примере лягушки. Тело уплощенное в спинно-брюшном направлении, состоит из головы, туловища и конечностей. Кожа голая влажная, гиперосмотична, вода и часть кислорода поступает в организм лягушки через кожу. На голове выпуклые глаза, в связи с обитанием в воздушной среде появились веки и мигательная перепонка. На конце морды находятся ноздри, носовые ходы хоанами открываются в ротоглоточную полость. За ушными отверстиями у самцов многих видов находятся раздувающиеся пузыри – резонаторы, с помощью которых происходит усиление издаваемых звуков. Шейный отдел выражен слабо, хвост отсутствует. Конечности рычажного типа, задние пятипалые конечности более длинные, передние четырехпалые. Окраска покровительственная.

Скелет и мускулатура. Скелет лягушки, как и у всех позвоночных животных, разделяют на четыре отдела: осевой скелет, скелет черепа, скелет конечностей и скелет поясов конечностей.

Осевой скелет представлен позвоночником, у которого в дополнение к туловищному и хвостовому отделам, свойственным рыбам, появились шейный и крестцовый отделы. Череп лягушки подвижно сочленяется с единственным шейным позвонком при помощи двух мышечков, что обеспечивает движение головы в вертикальной плоскости (в горизонтальной плоскости голова двигаться не может).

Число позвонков туловищного отдела может быть различным, наибольшее количество – у безногих земноводных (более ста). Меньше всего позвонков в туловищном отделе у бесхвостых земноводных, у лягушки их семь. Ребер у лягушки нет, но у хвостатых земноводных на позвонках туловищного отдела развиваются короткие верхние ребра, а у безногих – настоящие ребра. Крестцовый отдел включает в себя один позвонок, несущий на себе длинные поперечные отростки, к которым причленяются подвздошные кости таза. Хвостовой от-

дел лягушки оканчивается хвостовой костью – уростилем – косточкой, которая представляет собой несколько позвонков, слившихся в процессе эмбрионального развития. В связи с выходом на сушу произошли изменения в черепе, а также редукция жабр и жаберного аппарата.

Поскольку удельный вес тела на суше существенно больше, чем в воде, у земноводных возникают конечности, разделенные на подвижно соединенные отделы. Такое строение существенно уменьшает усилия, затрачиваемые для поддержания и перемещения тела в наземных условиях. Передние конечности, обычно четырехпалые (первый палец редуцирован), состоят из трех отделов: плечо – плечевая кость, предплечье – сросшиеся лучевая и локтевая кости и кисть, представленная косточками запястья, пясти и фалангами пальцев.

Задние конечности состоят из трех отделов: бедра, голени и стопы. Бедро состоит из бедренной кости, голень – из сросшихся большой и малой берцовых костей, стопа – из костей предплюсны, плюсны и фаланг пальцев.

Плечевой пояс (рис. 164) лягушки широким полукольцом опоясывает тело и закрепляется в мускулатуре. Он представлен несколькими парными костями: лопатками, заканчивающимися широкими надлопаточными хрящами, вороньими костями и ключицами, а также одной непарной костью – грудиной.

Тазовый пояс состоит из трех парных, сросшихся в связи с большими нагрузками костей: подвздошных, лобковых и седалищных. С помощью подвздошных костей тазовый пояс прикреплен к поперечным отросткам крестцового позвонка.

В связи с более сложными движениями, мышечная система у амфибий устроена значительно сложнее, чем у рыб. Развивается мощная и сложно организованная мускулатура передних и задних конечностей. Метамерия мускулатуры (сегментированное строение), характерная для рыб, у земноводных нарушается, строение мышечной системы становится более дифференцированным.

Пищеварительная система характеризуется приобретением некоторых особенностей, связанных с наземным образом жизни. В отличие от рыб, у земноводных развиваются слюнные железы, протоки которых открываются в ротоглоточную полость. Кроме того, появляется язык, обладающий собственной мускулатурой и принимающий участие в захватывании и удержании пищи.

Язык расположен на дне ротоглоточной полости и может иметь разную форму. У лягушки задняя часть языка способна выбрасываться вперед и служит орудием для ловли мелких животных (рис. 165).

Удерживать пищу помогают также находящиеся на верхней челюсти мелкие зубы, имеющие коническую форму и несколько загнутые назад вершины; проталкиванию пищевого комка способствуют глазные яблоки, которые отделены от ротоглоточной полости лишь

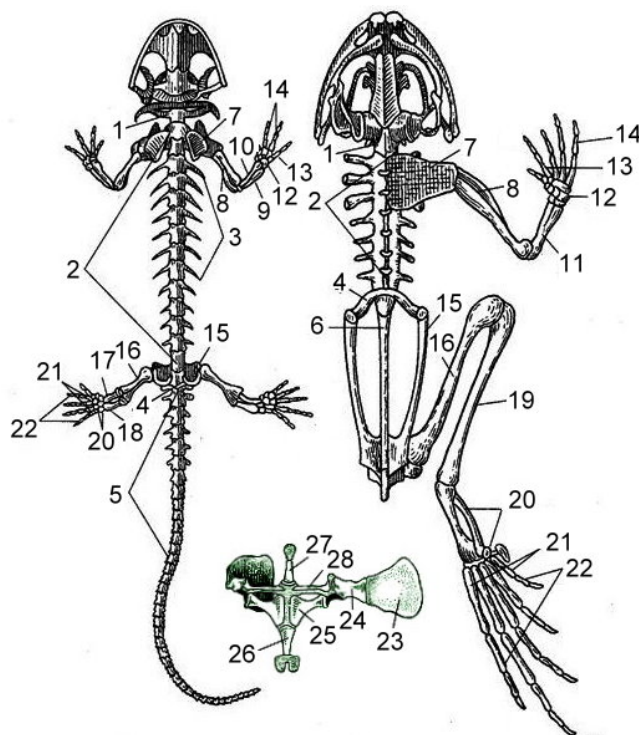


Рис. 164. Скелет земноводных:

1 – шейный позвонок; 2 – туловищные позвонки; 3 – ребра; 4 – крестцовый позвонок; 5 – хвостовые позвонки; 6 – уростиль; 7 – пояс передних конечностей; 8 – плечевая кость; 9 – локтевая кость; 10 – лучевая кость; 11 – сросшиеся кости предплечья; 12 – запястье; 13 – пясть; 14 – фаланги пальцев; 15 – подвздошные кости; 16 – бедренная кость; 17 – большая берцовая кость; 18 – малая берцовая кость; 19 – сросшиеся кости голени; 20 – предплюсна; 21 – плюсна; 22 – фаланги пальцев; 23 – лопаточный хрящ; 24 – лопатка; 25 – воронья кость; 26 – грудинка; 27 – предгрудина; 28 – ключица;

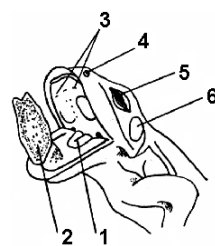


Рис. 165. Голова лягушки:

1 – гортанная щель; 2 – язык; 3, 4 – внутренние и наружные ноздри соответственно; 5 – глаза; 6 – барабанная перепонка.

тонкой слизистой оболочкой и могут с помощью специальных мышц втягиваться внутрь ротоглотки.

Пища из ротоглотки по короткому пищеводу попадает в желудок. Кишечник относительно длиннее, чем у рыб, и состоит из трех отделов: переднего, среднего и заднего. Прямая кишка кишечника открывается в клоаку. Крупная печень секретирует желчь, которая накапливается в желчном пузыре и через протоки попадает в переднюю часть тонкой кишки (так называемая двенадцатиперстная кишка), туда же впадают протоки поджелудочной железы.

Дыхательная система. Личинки земноводных дышат при помощи ветвистых наружных жабр, которые после метаморфоза исчезают у большинства видов. У взрослых амфибий газообмен происходит через кожу и легкие. Значение кожного дыхания очень велико, например, у зеленой лягушки через кожу поступает 51% кислорода и выделяется 86% углекислого газа.

Легкие земноводных представляют собой полые мешки с более или менее выраженным ячеистым строением (рис. 166). Поверхность легких очень невелика, и отношение ее к поверхности кожи равно 2:3. Дыхательные пути тоже развиты слабо. У лягушки они представлены всего лишь короткой трахейно-гортанной камерой, а у представителей хвостатых – длинной трубкой – трахеей.

Так как грудная клетка отсутствует, механизм дыхания – примитивного нагнетательного типа. Вдох осуществляется через ноздри, при опускании дна ротовой полости, затем ноздри закрываются клапанами, дно ротовой полости снова поднимается, и воздух проталкивается в легкие. Выдох происходит при помощи брюшной мускулатуры. Кроме легких, дополнительный газообмен осуществляется в ротовой полости, стенка которой пронизана сетью капилляров.

Кровеносная система разделена на два круга кровообращения: большой и малый (легочный). Сердце трехкамерное, образовано двумя предсердиями и одним желудочком. В левое предсердие от легких по легочным венам поступает артериальная кровь, а в правое предсердие – смешанная, так как в полые вены от внутренних органов поступает венозная кровь, а кожные вены приносят артериальную кровь (рис. 167).

В желудочке кровь смешивается лишь частично, благодаря наличию специальных разделительных механизмов (различные выросты и спиральный клапан артериального конуса).

Большой круг кровообращения. Из желудочка кровь поступает в артериальный конус, разветвляющийся далее на три пары артериальных сосудов. При сокращении желудочка в сначала выталкивается венозная кровь, которая заполняет первые две пары артерий. Кровь с максимальным содержанием кислорода поступает в третью пару артерий, от которой отходят сонные артерии, снабжающие кровью головной мозг.

Дуги аорты, описав полукруг, сливаются вместе и образуют общий ствол спинной аорты, снабжающий смешанной кровью внутренние органы. Затем венозная кровь (от внутренних органов по полым венам) и артериальная (по кожным венам) попадают в правое предсердие.

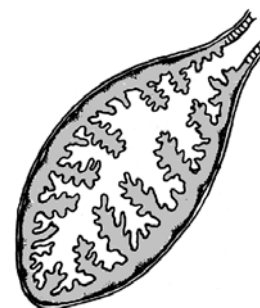


Рис.166. Схема строения легкого лягушки.

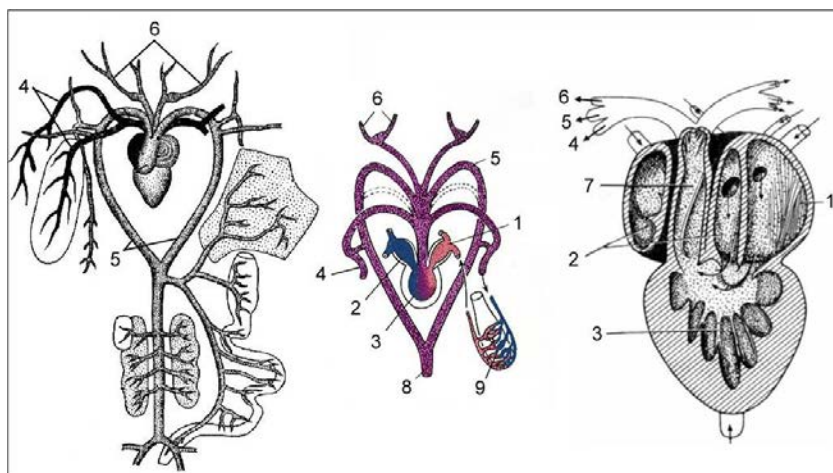


Рис. 167. Схема строения сердца и артериальных дуг:

1 – левое предсердие; 2 – правое предсердие; 3 – желудочек; 4 – кожно-легочные артерии; 5 – дуги аорты; 6 – сонные артерии; 7 – артериальный конус; 8 – общий ствол спинной аорты; 9 – капилляры малого круга.

Легочные артерии несут бедную кислородом кровь к легким, где происходит газообмен, затем по легочным венам артериальная кровь попадает в левое предсердие – это малый круг кровообращения. От каждой легочной артерии отходят крупные ответвления – кожные артерии, несущие кровь к коже, где она окисляется, а затем попадает в правое предсердие.

Эритроциты у земноводных крупные, двояковыпуклые, имеют ядро. Обмен веществ выше, чем у рыб, но не достаточно высок для поддержания постоянной температуры тела, поэтому земноводных относят к пойкилотермным животным.

Нервная система и органы чувств. Головной мозг земноводных, как и у всех позвоночных животных, состоит из пяти отделов: передний, промежуточный, средний мозг, мозжечок и продолговатый мозг. По сравнению с рыбами, у амфибий увеличались относительные размеры переднего мозга, и произошло полное разделение его полушарий. Кроме того, увеличилось количество нервных клеток (серого вещества), которые, однако, содержатся в глубинных слоях переднего мозга и отсутствуют на его поверхности. Средний мозг относительно небольшой, а мозжечок недоразвит вследствие малой подвижности и однообразных движений. Продолговатый мозг переходит в спинной.

Орган слуха. Помимо внутреннего уха, имеющегося и у рыб, у амфибий развито среднее ухо, в полости которого находится стремечко – слуховая косточка, впервые появившаяся у позвоночных.

Для передачи звуковых колебаний стремечко одним концом упирается в барабанную перепонку, отделяющую полость среднего уха от внешней среды (рис. 168), а другим – в овальное окно, представляющее собой истонченный участок перегородки между средним и внутренним ухом. Полость среднего уха соединяется с ротовой полостью узким каналом – евстахиевой трубой, это необходимо для того, чтобы внешнее и внутреннее давления на барабанную перепонку были одинаковы, что предохраняет перепонку от разрыва.

Орган зрения необходим амфибиям для рассматривания предметов, прежде всего на суше. Приспособления, необходимые для этого, выражаются в выпуклой форме роговицы и в хрусталике, имеющем форму двояковыпуклой линзы (в отличие от рыб, у которых шарообразный хрусталик). Кроме того, для защиты глаз от засорения и высыхания у амфибий появляются подвижные веки, мигательные перепонки, железы, увлажняющие роговицу. Аккомодация происходит, как и у рыб, лишь за счет перемещения хрусталика.

Орган обоняния земноводных расположен в парных обонятельных капсулах, которые с внешней средой сообщаются наружными ноздрями, а с ротоглоточной полостью – хоанами, таким образом, описанная система служит не только для восприятия запахов, но и для дыхания. Боковая линия свойственна всем личинкам амфибий и расположена в коже, но не в углубленном канале, как у рыб, а поверхностно. У взрослых форм боковая линия сохраняется только у водных хвостатых земноводных и некоторых бесхвостых, также водных.

Выделительная система, как и у рыб, представлена двумя туловищными почками, функция которых – выведение избытка воды. Основной продукт выделения – мочевины. По мочеточникам моча поступает в клоаку, а затем в мочевой пузырь. После его наполнения моча выводится снова в клоаку, а затем наружу. У самцов мочеточник выполняет еще одну функцию – функцию семяпровода.

Амфибии – гиперосмотические животные по отношению к пресной воде. Вследствие этого вода постоянно поступает в организм через кожу, которая не имеет механизмов, препятствующих этому, как у других наземных позвоночных. Морская вода гиперосмотична по отношению к осмотическому давлению в тканях земноводных, вода через кожу уходит из организма. Это самая важная причина, вследствие которой земноводные не могут жить в морской воде и погибают в ней от обезвоживания.

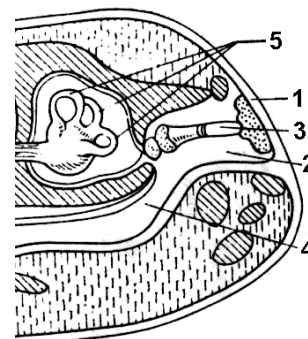


Рис 168. Поперечный разрез через голову лягушки в области уха:

1 – барабанная перепонка; 2 – полость среднего уха; 3 – стремя; 4 – евстахиева труба; 5 – полукружные каналы.

Размножение и развитие. Половые различия между самками и самцами амфибий чаще всего выражены слабо. У большинства бесхвостых самцы несколько мельче самок. Самцы тритонов имеют яркую брачную окраску. Имеются также и изменения морфологического характера, например, у самца гребенчатого тритона в период размножения разрастается кожистая оторочка на спине и хвосте, а у самцов бесхвостых амфибий на внутренней стороне передних лапок образуется брачная мозоль.

Оплодотворение может быть как внутренним, так и наружным. Развитие земноводных происходит с метаморфозом, то есть из яиц, которые обычно развиваются в воде, появляются личинки. Они питаются отличным от рациона взрослых кормом и отличаются от взрослых некоторыми рыбообразными чертами строения.

Половые органы самца лягушки представлены парными семенниками. Семявыносящие каналы впадают в мочеточник (вольфов канал). Оплодотворение у лягушки наружное, соответственно, копулятивные органы у самца отсутствуют.

Половая система самки представлена парными яичниками и яйцеводами (мюллеровыми каналами), которые имеют вид сильно извитых трубок, одним концом впадающих в клоаку, а на другом несущих воронки, в которые попадают яйцеклетки (рис. 169).

Желток в яйце распределен неравномерно, он сконцентрирован на нижнем вегетативном полюсе более светлого цвета. Противоположный (анимальный полюс) яйца содержит пигмент, придающий ему более темную окраску, что служит для лучшего прогревания.

Яйцо испытывает полное и неравномерное дробление. Через 8-10 суток после оплодотворения зародыш лягушки прорывает яйцевые оболочки и в виде личинки – головастика – выходит наружу.

Первоначально головастики имеют рыбообразное строение: у него нет парных конечностей, единственным органом передвижения является хвост с хорошо развитой перепонкой. Органами его дыхания являются 2-3 пары наружных жабр (рис. 170), хорошо развита боковая линия, есть хорда, четыре артериальные дуги. На этом этапе развития у головастика двухкамерное сердце и только один круг кровообращения, как у рыб.

При дальнейшем развитии наружные жабры атрофируются и формируются жаберные щели с лепестками, которые также затем исчезнут по мере формирования легких. Параллельно с этим происходят и другие процессы: исчезает боковая линия, атрофируется хвост, развиваются парные конечности, исчезает хорда, укорачивается кишечник. Головастик переходит с растительной пищи на животную, свойственную взрослым особям, превращается в лягушонка.

Отряд Хвостатые амфибии (Caudata). Наиболее древняя и относительно немногочисленная группа амфибий – около 340 видов. Распространены большей частью в умеренном поясе западного и восточного полушарий. Туловище удлиненное, округлое, с длинным хвостом, сохраняющимся всю жизнь. Передние и задние конечности одинаковой длины, поэтому они передвигаются ползанием или хождением. Предплечье и голень имеют типичное строение и состоят из двух костей, локтевой и лучевой, большой и малой берцовых. Черты внутреннего строения являются наиболее примитивными для класса в целом. У наиболее

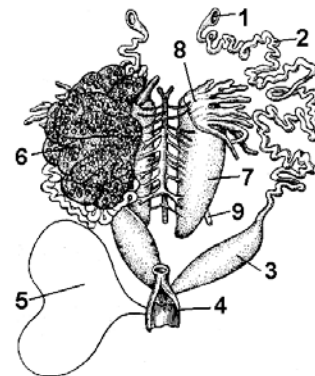


Рис. 169. Мочеполовая система самки лягушки:

1 – воронка яйцевода; 2 – яйцевод (мюллеров канал); 3 – матка; 4 – клоака; 5 – мочевой пузырь; 6 – яичник; 7 – почка; 8 – жировое тело; 9 – мочеточник.

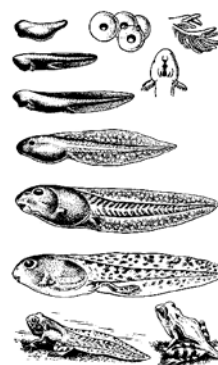


Рис. 170. Развитие лягушки.

примитивных форм в течение всей жизни сохраняется зачаточная хорда. Есть зачаточные верхние ребра.

Некоторые представители, например протей, сохраняют наружные жаберы в течение всей жизни. Велика роль кожного дыхания. Отсутствует полость среднего уха и барабанная перепонка, у некоторых видов пожизненно сохраняется боковая линия. Оплодотворение у большинства видов внутреннее, самка захватывает клоакой слизистые мешки со сперматозоидами (сперматофоры).

У некоторых наблюдается процесс размножения в личиночной стадии – неотения. Это явление наиболее известно на примере аксолотля, земноводного Северной Америки, который способен к размножению, но на самом деле является личиночной стадией амбистомы.

Отряд Бесхвостые амфибии (Anura). Бесхвостые – наиболее высокоорганизованная и многочисленная группа амфибий, насчитывающая, в настоящее время, 2900 видов. При всем разнообразии видов, внешнее строение довольно однообразное, что связано с передвижением прыжками. Форма тела укороченная, клинообразная. Задние конечности удлиненны, в них появляется новый отдел, «вторичная голень», образованный за счет удлинения двух костей предплюсны. Необходимо отметить, что парные кости в голени и предплечье срослись для лучшей опоры при передвижении по суше.

Отряд разделен на 19 семейств, наиболее известными из которых являются: семейство Круглоязычные (жерлянки), семейство Пиповые (шпорцевая лягушка, суринамская пипа), семейство Чесночницы (обыкновенная чесночница), семейство Настоящие жабы (серая и зеленая жабы), семейство Квакши (обыкновенная квакша), семейство настоящие лягушки (озерная и прудовая лягушки).