

# Выход позвоночных на сушу



В палеозойскую эру, в конце силура (420-416 млн л н) - начале девона (416-397 млн л н), произошло опускание обширных участков суши. В результате образовалось множество внутренних (континентальных) водоемов с морской водой.

Небольшая глубина позволяла воде хорошо прогреваться.

На берегах стали появляться первые наземные растения - псилофиты.

На смену им пришли мохообразные, хвощеобразные и папоротникообразные.

В девонском периоде прибрежные воды кишели рыбоподобными существами, выползавшими иногда на сушу.

Затем произошло массовое вымирание, уничтожившее половину групп позвоночных.

Но уже примерно 345 млн л н возникло изобилие сухопутных животных.

# ранний девон



Континентальный климат с резкими колебаниями температуры, ветром, нерегулярными осадками создавал жесткие условия для жизни растений. Многие из них погибали из-за похолоданий и засухи. Их тела в обилии падали на мелководье и в теплый период начинали разлагаться. От этого в воде уменьшалась концентрация  $O_2$  и росло количество органических веществ. Уровень воды колебался в зависимости от количества атмосферных осадков и наземного стока, менялась соленость. Водным обитателям, особенно рыбам, приходилось приспосабливаться к дыханию в таких условиях.

средний девон



Тело рыб того времени было покрыто костным панцирем и кожное дыхание было невозможно.

Вероятно, многие (или часть) рыбы стали пользоваться воздушным дыханием при помощи ротовой полости или дыхательных мешков.

Для заглатывания воздуха необходимо всплывать к поверхности или выползать на мелководье. Возможно, лежащие стволы облегчали эту задачу.

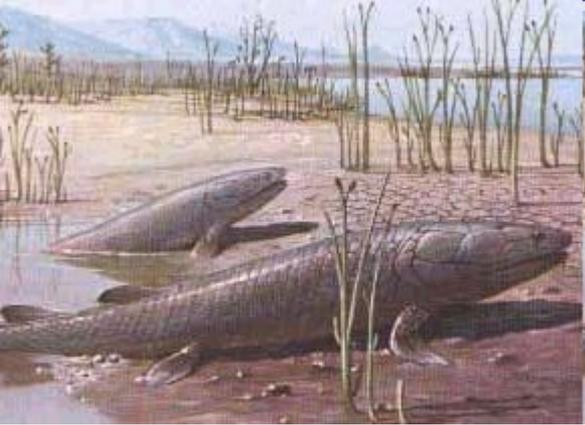
**Воздушная среда - разреженная**, не поддерживает тяжелое тело.

Для удержания на суше нужны опорные конечности, позволяющие еще и двигаться вперед в воде и вне ее.

У древних панцирных рыб из группы кистеперых имелись грудные плавники с широким, прочным основанием и, вероятно, дыхательные мешки.

Целакант = латимерия





# Эустеноптерон

**Эустеноптерон:** из группы **рипидистий**, примитивных кистеперых рыб, обитавших в водоемах **девона** (416-360 млн л н).

От них произошли целаканты - единственные кистепёрые, дожившие до современности, двоякодышащие рыбы и наземные позвоночные.

Его остатки были найдены в позднедевонских отложениях Северной Америки около 40 см, обитавшей в

пресных водоемах.

Имел тело удлинённой торпедовидной обтекаемой формы, мощный хвост с большим трехлопастным плавником дифицеркального типа и два спинных плавника.

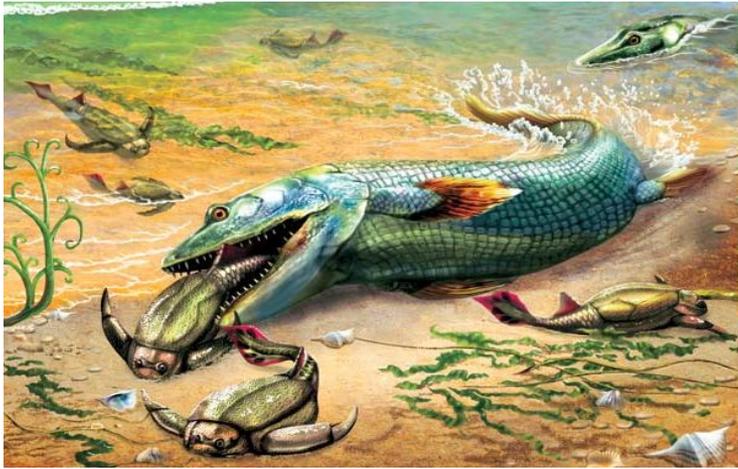
Парные конечности с короткими мясистыми основаниями предназначались, скорее для плавания, чем для ползания по дну.

Во рту имелись два ряда мощных конических зубов, часть которых превратилась в «клыки» для удержания добычи.

Череп рипидистий, имел внутренний сустав. Передняя часть головы могла подниматься, позволяя пасти открываться шире.

Возможно, что рипидистии имели развитые легкие, чтобы дышать и атмосферным воздухом.

# Пандерихтис



*Пандерихтис* - рыба начала позднего девона (416-360 млн л н). Остатки обнаружены в Латвии.

Длина тела 90 -130 см.

Отсутствовали спинной и анальный плавники. Строением головы и хвоста напоминают четвероногих того времени.

В грудных плавниках были костные пластины, как у кистепёрых рыб.

У большинства древних рыб имеется узкий канал от свода черепа ко рту (брызгальце), опирающийся на длинную кость-подвесок ( *hyomandibulare*), которая также поддерживает щеку. У четвероногих она намного меньше и изменяется в стремечко, слуховую косточку, передающую звуковые волны.

У пандерихтиса дыхальце было широкое и прямое, оно могло служить дыхательным каналом (как у современных акул и скатов), позволяющим рыбе дышать через жабры, лежа на дне, и не заглатывать песок ртом.

Местонахождение ископаемого



## Тиктаалик

В девоне, около 375 млн л н на Земле обитал *тиктаалик*, близкий к предкам земноводных, пресмыкающихся, птиц и млекопитающих.



Пресноводные рыбы приобрели приспособления, позволившие их потомкам, четвероногим позвоночным, перейти к жизни на суше.

Грудные плавники тиктаалика имели одну кость у основания (в нижней части правого рисунка) и пару промежуточных костей, гомологичных плечу и запястью более поздних наземных организмов.

# Акантостега



**Акантостега** - род ископаемых четвероногих, живших в позднем девоне (416-360 млн л н).

Считается промежуточным звеном между кистепёрыми рыбами и ранними наземными позвоночными. Впервые была обнаружена в восточной Гренландии в 1933г. Акантостега имела длину около 60 см.

В её лапах отсутствуют кости запястий (низкая приспособленность к передвижению по суше), на каждой из них было по 8 пальцев.

Слабые конечности, не подходящие для поддержки веса и короткие рёбра так же указывают на водный образ жизни.

Видимо, имелись внутренние жабры.

# Ихтиостега



*Ихтиостега* - род ранних четвероногих из верхнего девона (416-360 млн л н ).  
Считается представителем ранних земноводных.

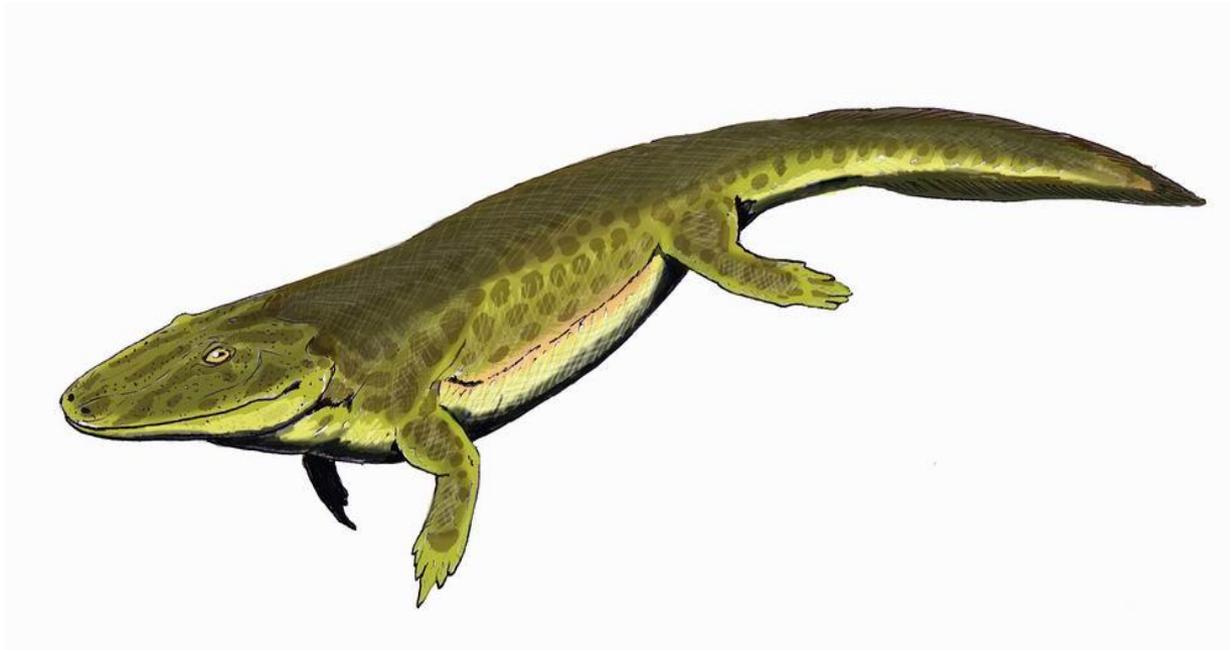
Включается в класс амфибий, но не является прямым предком современных видов.

Ихтиостеги имели хвостовой плавник, кожу, покрытую мелкими чешуйками и некоторые органы чувств, нужные только в воде.

Конечности использовались, возможно, не для ходьбы по суше, а для преодоления болот.

Ихтиостега передвигалась, опираясь на передние конечности, как на костыли, и подтягивая к ним остальное туловище.

# Тулерпетон



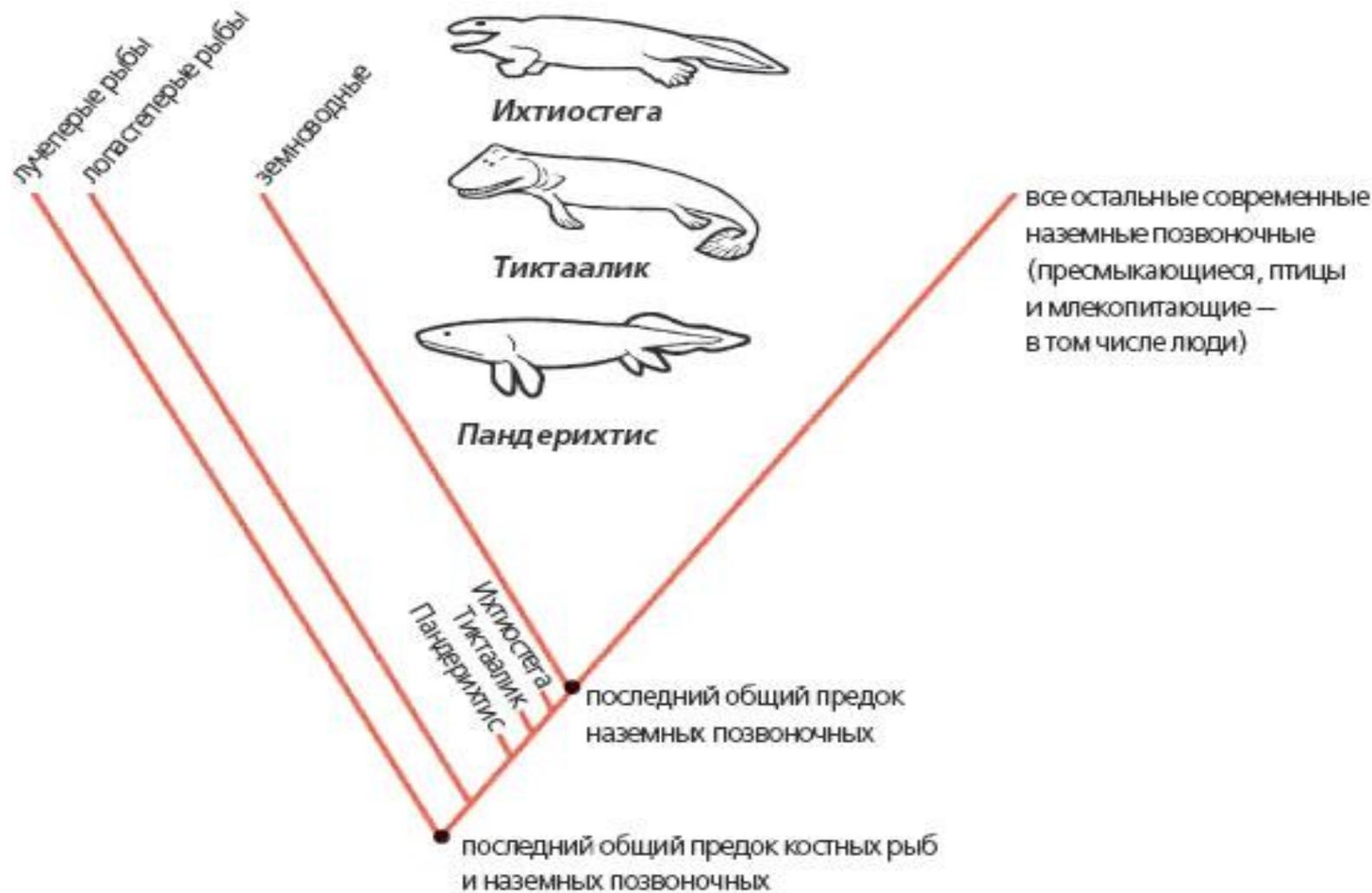
**Тулерпетон** - род ископаемых земноводных из позднего девона(416-360 млн л н), впервые обнаруженный в Тульской области, в морских отложениях.

Достигал 50 см в длину, имел по 6 пальцев на каждой конечности и полностью утратил внутренние жабры.

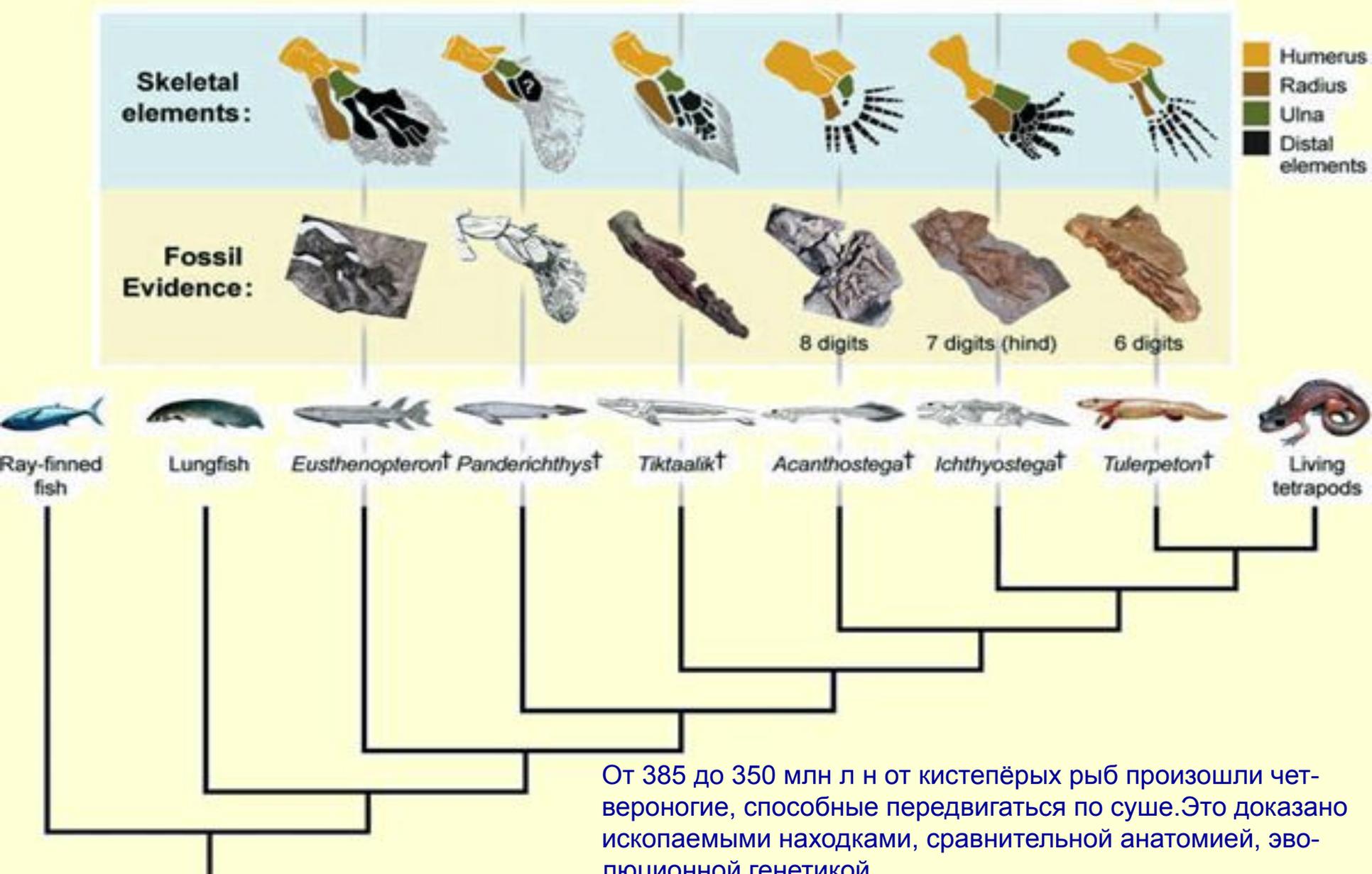
Строение скелета лучше приспособлено к жизни на суше чем у акантостег, но лапы больше подходили для движения по мягкому влажному грунту, а не по земле.

Возможно, у тулерпетона и других амфибий того времени сохранялись физиологические адаптации к жизни в солёной воде, что позволило им расселиться в вдоль всего экваториального пояса Земли.

# Эволюционная схема происхождения наземных позвоночных



# Развитие конечности наземного типа



# Стегоцефалы



Группа ранних амфибий из позднего девона (416-360 млн л н).

**Стегоцефалы** (панцирного-ловые) имели поверх черепа сплошной покров из вторичных костей.

У многих стегоцефалов тело было покрыто рыбообразной чешуёй, у других покровные кости образовывали защитную броню на брюхе. Плечевой пояс ещё связан с черепом, а тазовый - не соединен с позвоночником.

Кожные кости первых наземных животных могли служить хранилищем углекислого газа, пока земноводные находились на суше.

Некоторые кости (кожные пластины) имели ярко выраженный поверхностный рельеф, представленный гребнями и бороздами.

Конечности слабые.

Представлены в позднем **девоне** тремя родами:

**Тонкопозвонковые** - предки отрядов Хвостатых и Безногих

**Дугопозвонковые** - предки отряда Бесхвостых

**Антракозавры** - предки древнейших рептилий - **сеймуриоморф**

# ископаемые стегоцефалы



циклотозавр



утегения



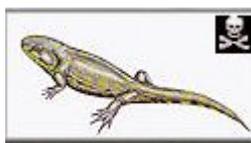
локсомма



эриопс



протерогиринус



зукритта



крассигиринус



элгинерпетон



ихтиостега



греерерпетон



дипловертеброн



хинерпетон



сеймурия



двинозавр

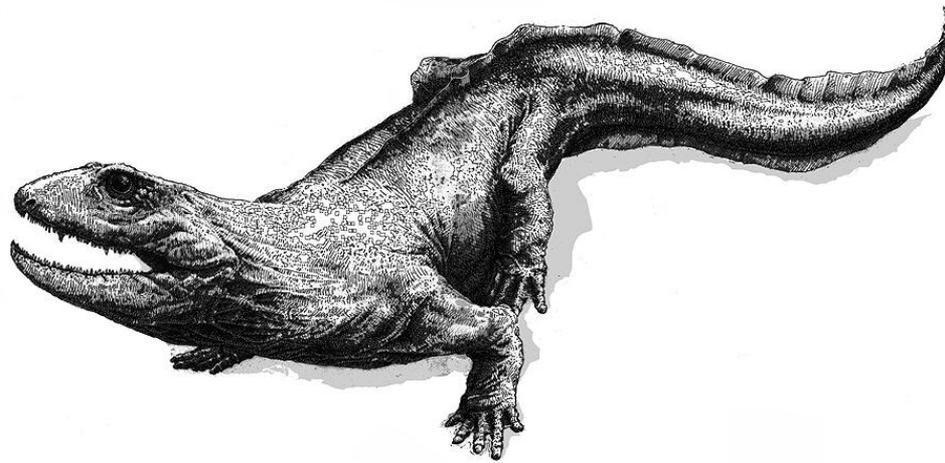
## Риббо

Находки примитивных амфибий, принадлежавших разным видам и особям были сделаны на территории Шотландии.

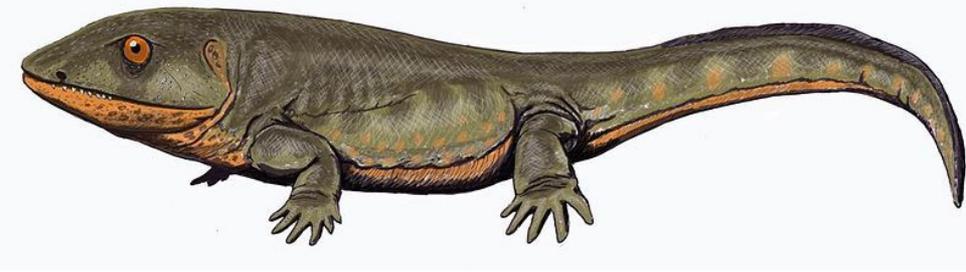
Они относятся к так называемому провалу Ромера - временному промежутку в 30 миллионов лет между появлениями первых преимущественно обитавших в воде амфибий и их сухопутных собратьев.

Возраст ископаемых - **360-345 млн л н.**

Один из экземпляров даже получил собственное имя - Риббо.



## Педерпес



Встречался в раннем карбоне - каменноугольном периоде (около 354-344 млн л н).

Он достигал в длину до 1 метра.

Обладал массивным высоким и узким черепом с мощными зубами.

Ребра расширены, как у ихтиостеги.

Это первое из известных животных с настоящими ногами.

Конечности очень массивные, относительно короткие.

Стопа пятипалая.

Мог передвигаться по суше - строение конечностей напоминает у более поздних четвероногих.

Педерпес внешне выглядит как предки наземных четвероногих и, вероятно, его нельзя отнести ни к одной из групп «земноводных», так как он находится где-то в основании ствола настоящих наземных тетрапод.

## Крассигиринус

Жил в раннем карбоне -  
каменноугольном периоде  
(354-344 млн л н).



Он обитал в болотах и заросших мелких водоемах, подстерегая добычу в мутной воде.

Длина достигала 1,5-2 метров.

Был одним из самых сильных хищников своей эпохи.

Скелет слабый, тело длинное, передние конечности крайне малы (длина плеча меньше диаметра орбиты глаза), задние длиннее передних.

Число пальцев точно не известно.

Несмотря на свою примитивность, это - вторичноводное животное

## Эриопс

Обнаружен в ранних отложениях пермского периода (299-251 млн л н).

Крупное животное, с длиной черепа до 50 см, общей длиной до 2 метров. Череп массивный, по очертаниям напоминает череп аллигатора, сильно скульптурирован, имеет продольные гребни позади глаз и ноздрей. Зубы крупные, развиты небные «клыки». Скелет массивный, конечности короткие, но мощные. Ребра расширены для укрепления грудной клетки. Тело бочонковидное, остистые отростки спинных позвонков довольно высокие, лопатка мощная. На спине есть единичные кожные чешуи. Таз массивный. Хвост средней длины.

Надкласс Четвероногие  
Класс Земноводные

Tetrapoda  
Amphibia

хвостатые



безногие



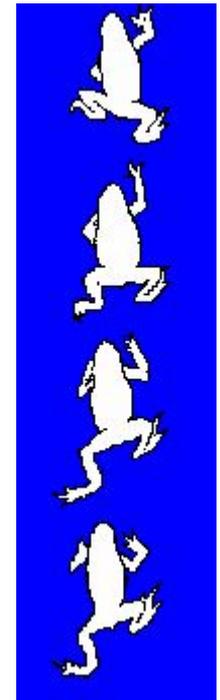
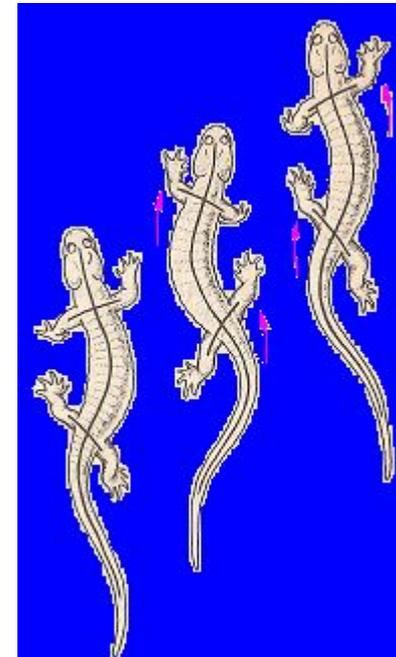
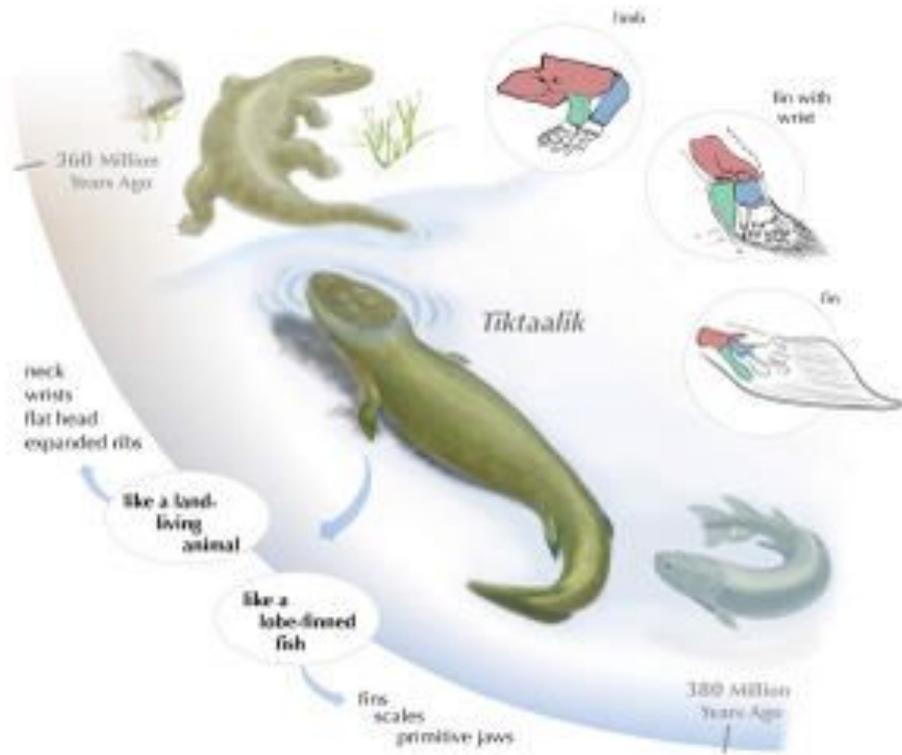
бесхвостые



# опорно-двигательная система

## Изменения локомоции в наземной среде

Прямое строение опорных частей грудных плавников не позволяет двигаться вперед, поддерживая тело. Требуется изменение угла сочленения скелетных элементов и появление **рычажной конечности**.



Движение тела ещё рыбообразно, конечности работают противоположными парами: передняя - задняя, левая - правая.

## Состав скелета земноводных

Скелет земноводных состоит из кости и хряща.

У современных представителей, особенно наземных, доля кости выше, чем, у водных.

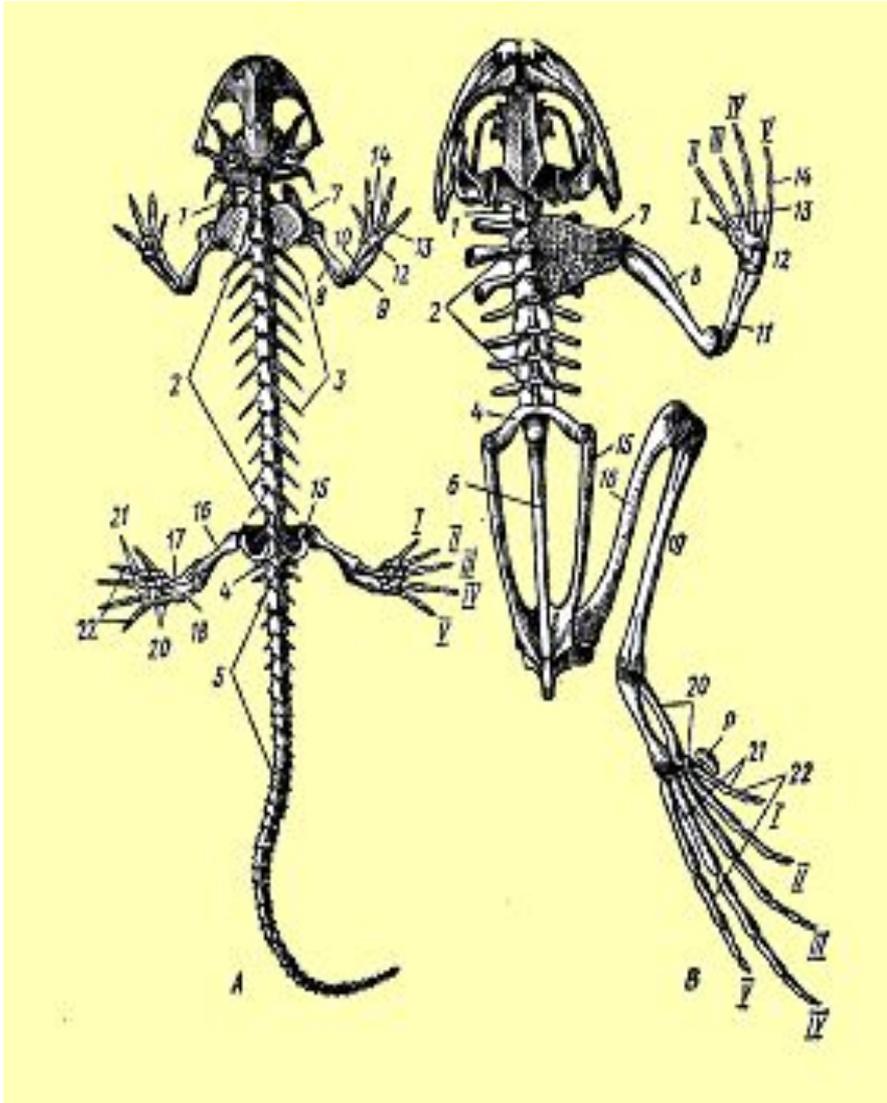
Кость в скелете рыб имеет верхний рыхлый слой и менее прочна.

Костная ткань скелета амфибий двухслойная, грубоволокнистая и прочнее. Основа кости -  $\text{Ca}_3(\text{PO}_4)_2$  и  $\text{CaCO}_3$  с белковыми волокнами.

В конечностях появляются **трубчатые кости**:

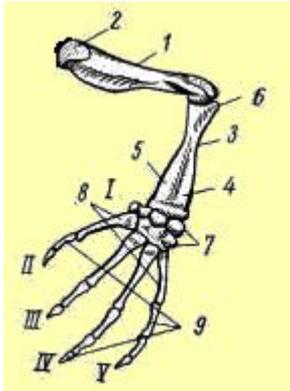
- **экономия** костного материала
- **упрочение** двигательных элементов лап
- использование полости костей для помещения **костного мозга** - органа кроветворения

# Скелет саламандры (А) и лягушки (В)



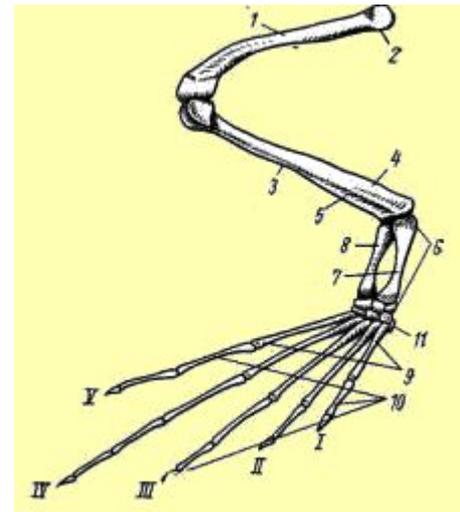
- 1- шейный позвонок
- 2- туловищный позвонок
- 3- рёбра
- 4- крестцовый позвонок
- 5- хвостовые позвонки
- 6- уrostиль
- 7- пояс передних конечностей
- 8- плечо
- 9- локтевая кость
- 10- лучевая кость
- 11- сросшиеся локтевая и лучевая кости
- 12- запястье
- 13- пясть
- 14- фаланги пальцев
- 15- подвздошная кость
- 16- бедро
- 17- большая берцовая кость
- 18- малая берцовая кость
- 19- сросшиеся берцовые кости
- 20- прелплюсна
- 21- плюсна
- 22- фаланги пальцев

# Строение конечностей лягушки



## Передняя

- 1 — плечевая кость,
- 2 — головка плеча,
- 3 — предплечье,
- 4 — локтевая кость,
- 5 — лучевая кость,
- 6 — локтевой отросток,
- 7 — запястье,
- 8 — пясть,
- 9 — фаланги пальцев



## Задняя

- 1 — бедренная кость,
- 2 — головка бедра,
- 3 — голень,
- 4 — большая берцовая кость,
- 5 — малая берцовая кость,
- 6 — предплюсна,
- 7 — tibiale,
- 8 — fibulare,
- 9 — плюсна,
- 10 — фаланги пальцев,
- 11 — рудимент VI пальца,

Мышечная системы амфибий существенно отличается от мышц рыб.

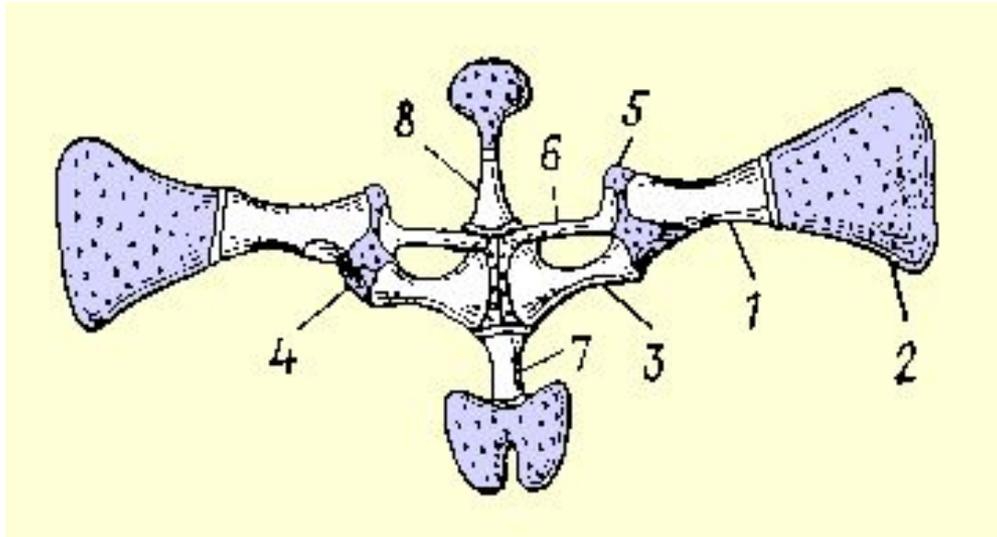
Часть туловищной мускулатуры сохраняет **метамерное расположение**, особенно заметно это у отрядов Хвостатых и Безногих,двигающихся рыбообразно даже на суше.

Другая часть мышц дифференцируется:

- у **Бесхвостых** появляются **лентовидные мускулы**, особенно удобные для совершения одиночных мощных движений (прыжков и т.п.)
- в конечностях появляются **мышцы-антагонисты**: сгибатели и разгибатели рычажных конечностей,
- становится разнообразной **мускулатура ротовой полости**, участвующая не только в поимке и удержании живой добычи, но и в дыхании (изменяют объём лёгких)

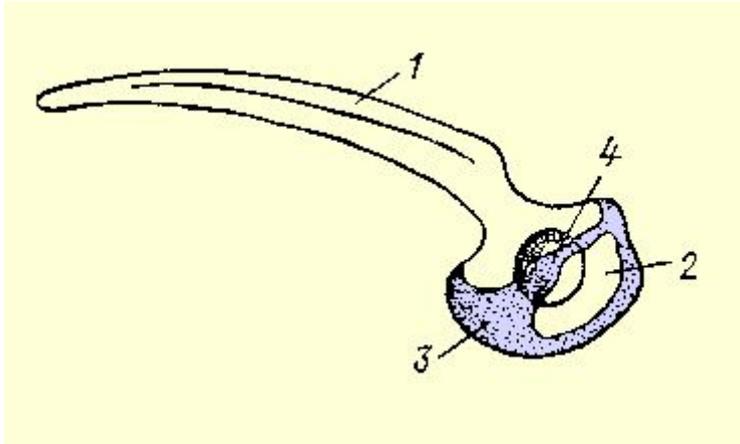
# Плечевой пояс лягушки

голубым цветом показаны хрящевые участки

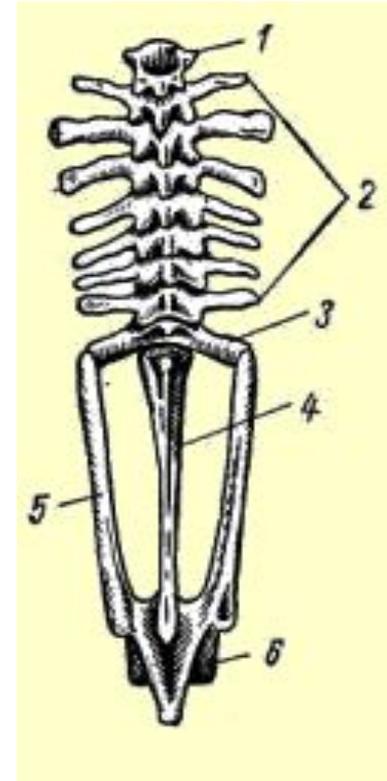


- 1 — лопатка,
- 2 — надлопаточный хрящ,
- 3 — коракоид (воронья кость)
- 4 — суставная впадина для головки плеча,
- 5 — прокоракоидный хрящ,
- 6 — ключица,
- 7 — грудина,
- 8 — предгрудинник

## Тазовый пояс лягушки



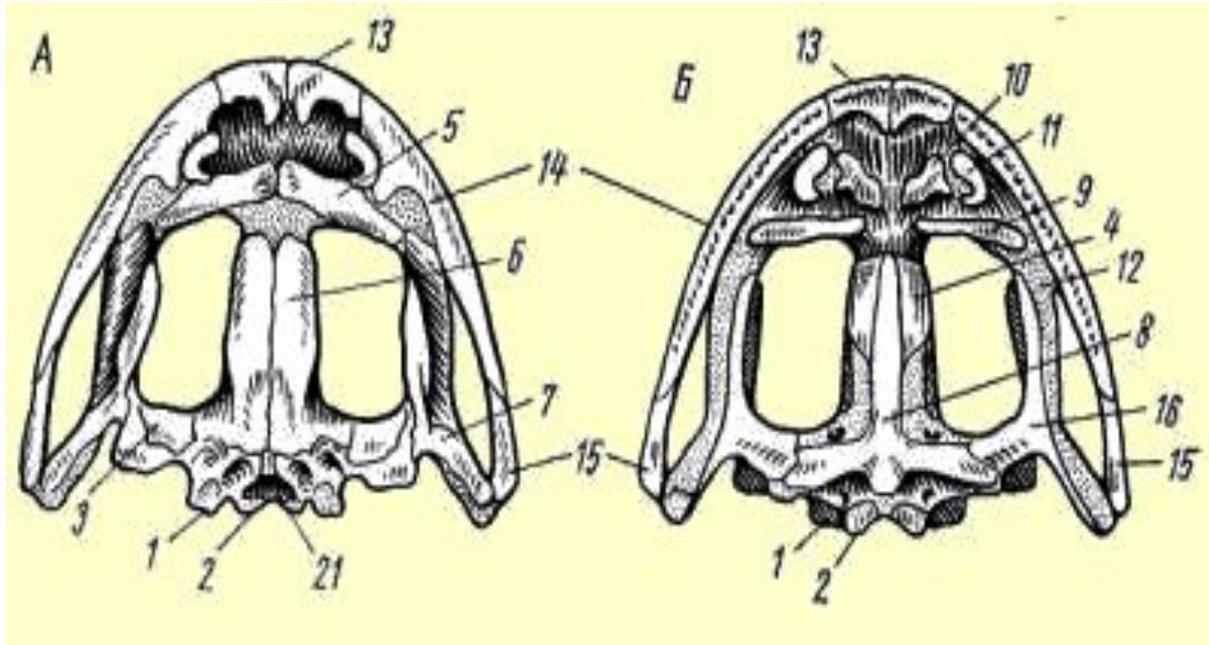
- 1 — подвздошная кость,
- 2 — седалищная кость,
- 3 — лобковый хрящ,
- 4 — вертлужная впадина,



крепление к позвоночнику

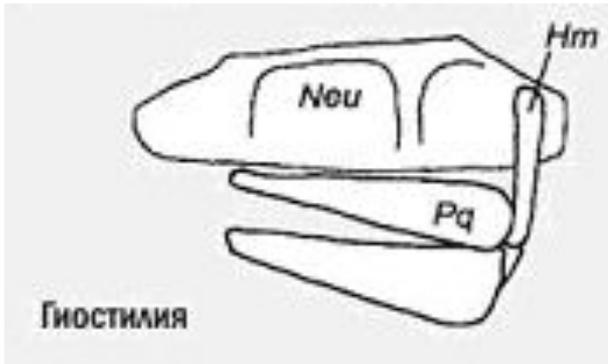
# Череп лягушки

А — сверху; Б — снизу, пунктиром показаны хрящевые участки



- 1 — боковая затылочная кость, 2 — затылочный мыщелок,  
3 — переднеушная кость, 4 — клиновидно-обонятельная кость,  
5 — носовая кость, 6 — лобно-теменная кость,  
7 — чешуйчатая кость, 8 — околоклиновидная кость (парасфеноид),  
9 — нёбная кость, 10 — сошник, 11 — хоана,  
12 — нёбно-квадратный хрящ, 13 — межчелюстная кость,  
14 — верхнечелюстная кость, 15 — квадратно-скуловая кость,  
16 — крыловидная кость, 17 — меккелев хрящ,  
18 — подбородочно-челюстная кость, 19 — зубная кость,  
20 — угловая кость, 21 — большое затылочное отверстие

# Соединение челюстей с черепом



Для большинства рыб характерна **ГИОСТИЛИЯ** (вариант, при котором с мозговым черепом связана только гиоидная дуга, а челюстная «висит» на ней). Именно такая конструкция челюстей позволяет при укусе выдвинуть челюсти за пределы обычного контура головы).



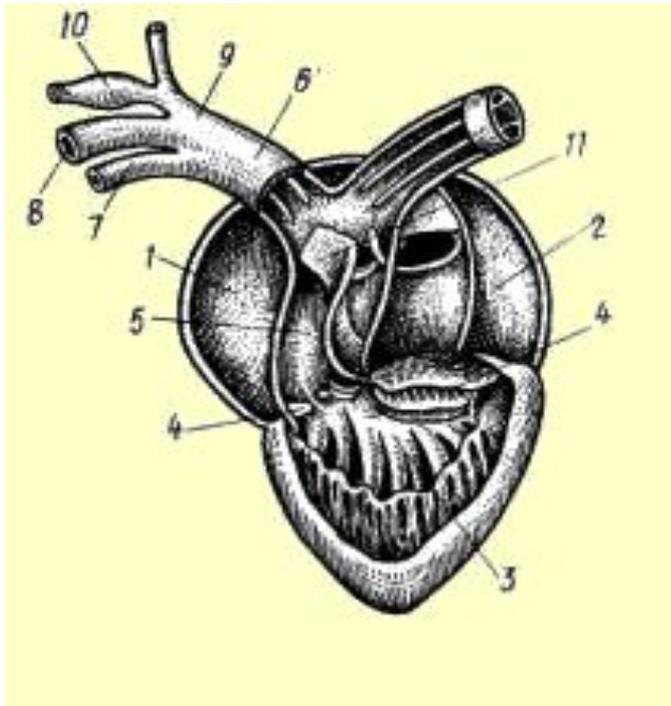
В случае гиостилии челюстная дуга закреплена не жестко.

Если нужно обеспечить большую силу ее смыкания, выгоднее крепко связать челюстную дугу с осевым скелетом.

Это достигается при **аутостилии**, когда челюстная дуга жестко фиксирована на мозговом черепе.

# кровеносная система

## Строение сердца лягушки

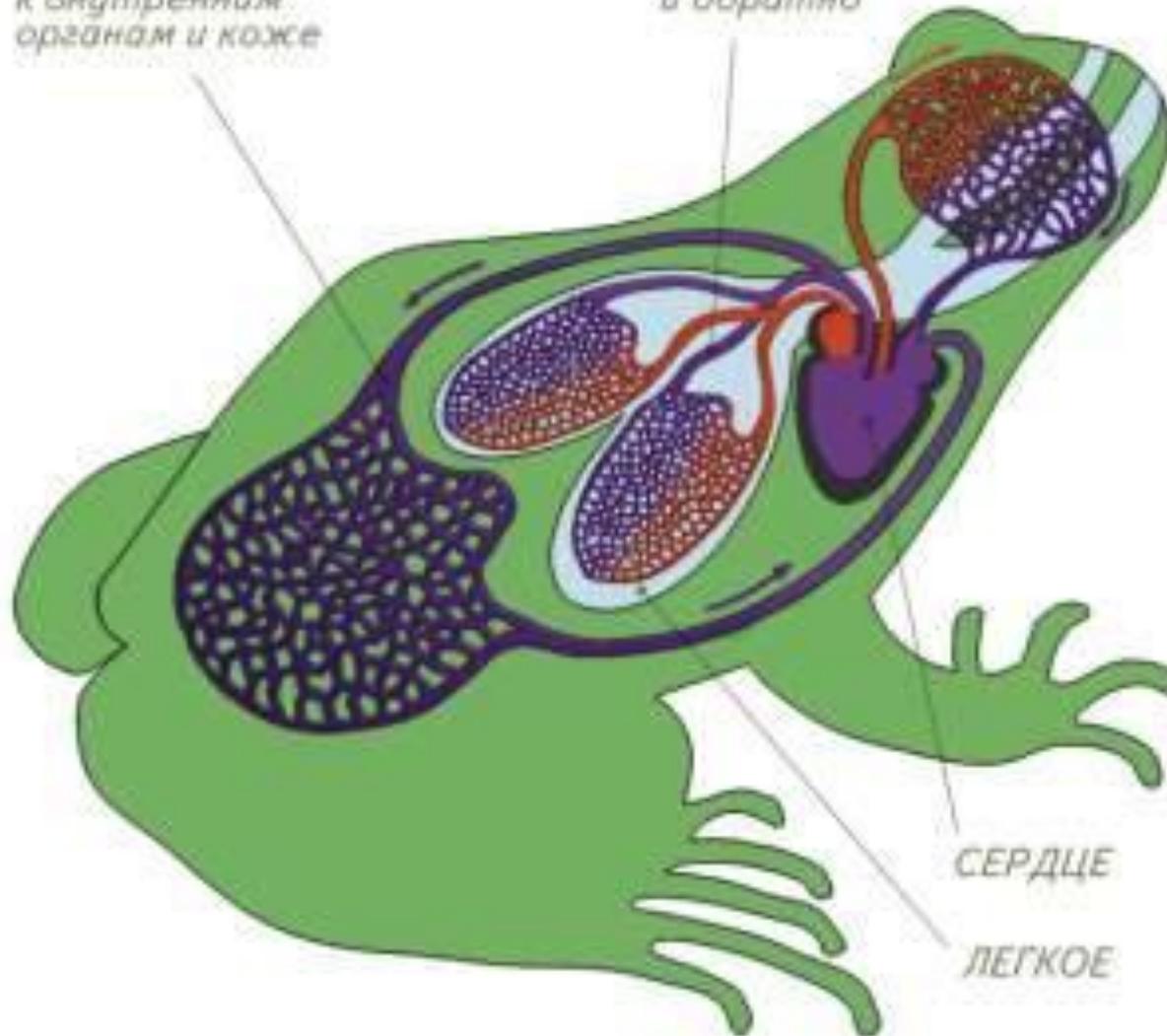


- 1 — правое предсердие,
- 2 — левое предсердие,
- 3 — желудочек,
- 4 — клапаны,  
закрывающие общее отверстие, ведущее из  
обоих предсердий в желудочек,
- 5 — артериальный конус,
- 6 — общий артериальный ствол,
- 7 — кожно-легочная артерия,
- 8 — дуга аорты,
- 9 — общая сонная артерия,
- 10 — сонная «железа»,
- 11 — спиральный клапан артериального конуса

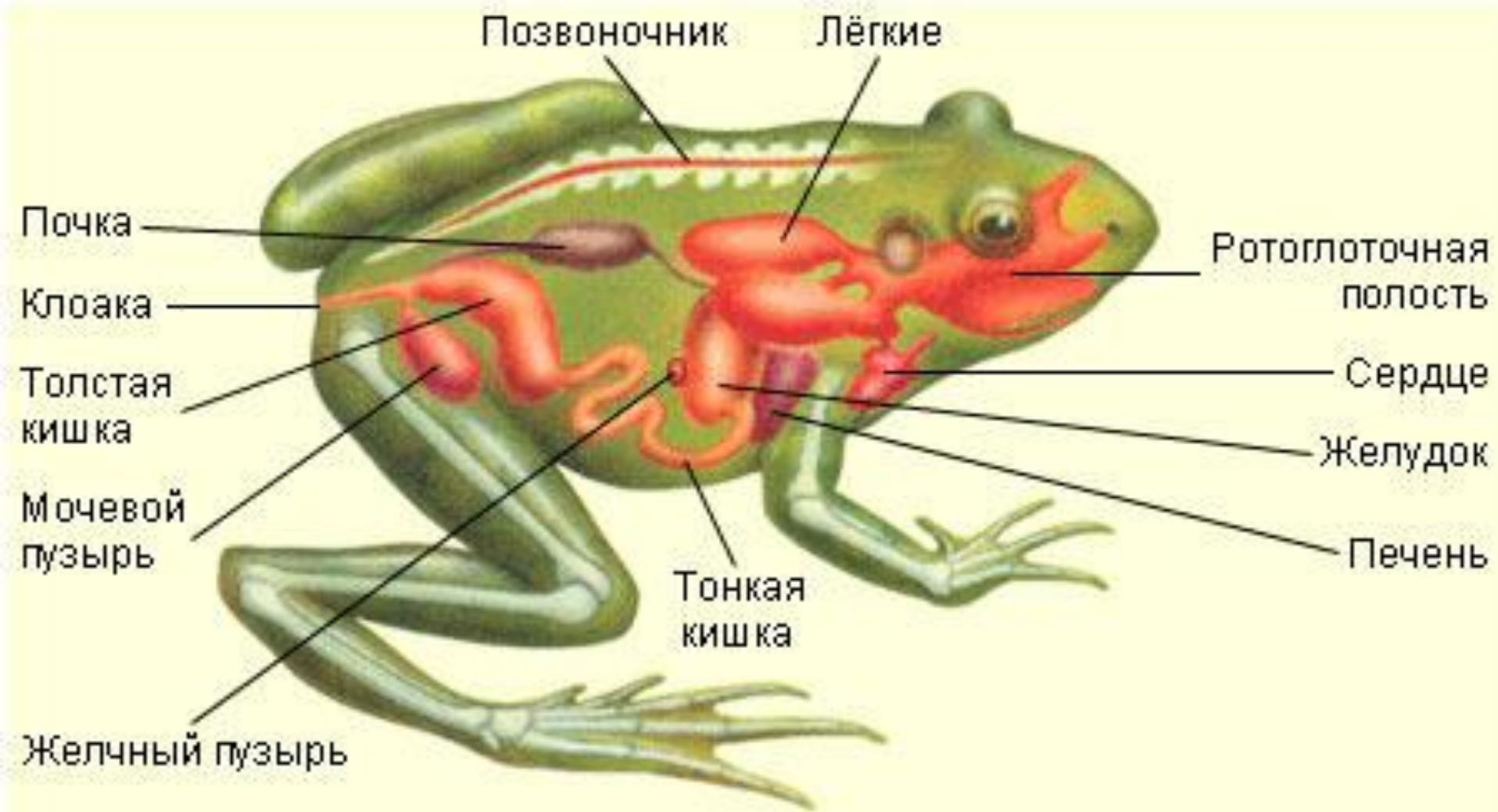
# Сосудистая система земноводных

**БОЛЬШОЙ КРУГ  
КРОВООБРАЩЕНИЯ**  
(он был и у рыб):  
к внутренним  
органам и коже

**МАЛЫЙ КРУГ  
КРОВООБРАЩЕНИЯ:**  
от сердца к легким  
и обратно



# Внутреннее строение лягушки



# дыхательная система

В дыхательную систему входят и проводящие пути и лёгкие.

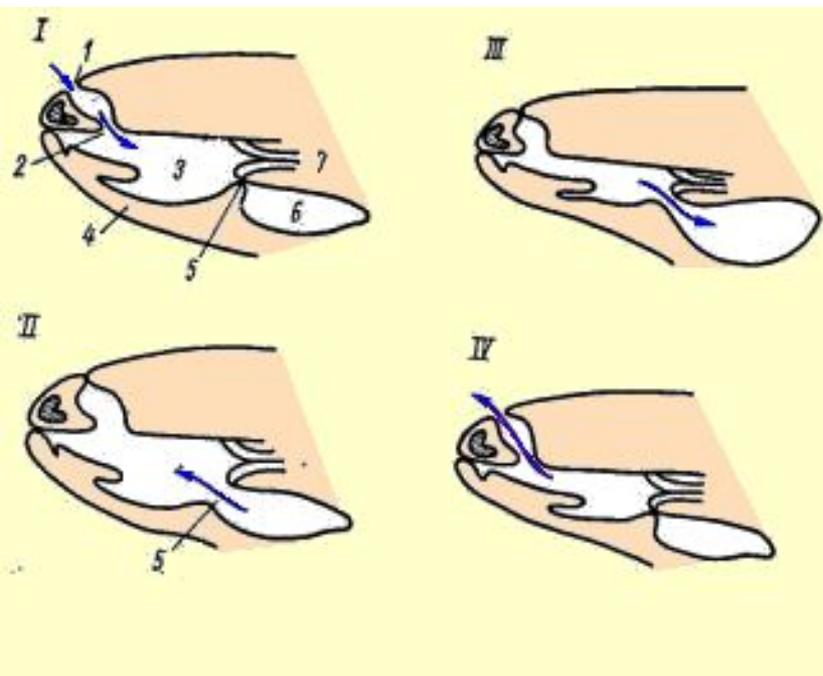
Наружные ноздри ведут в носовые ходы, граничащие с ротовой полостью внутренними ноздрями - хоанами.

Между ротовой полостью и гортанью находится гортанная щель, ограниченная несколькими хрящами. Она открывается и закрывается при сокращении специальных мышц.

Из полости гортани два отверстия ведут в парные легкие.

У амфибий есть голосовые связки - складки слизистой оболочки гортани, при колебании которых, проходящим воздухом, возникают звуки, усиливаемые резонаторами.

## Механизм дыхания земноводных



I - опускается дно ротовой полости и воздух через открытые наружные ноздри и хоаны засасывается в ротовую полость, гортанная щель закрыта

II - закрываются наружные ноздри и открывается гортанная щель. В ротовую полость поступает воздух из лёгких и смешивается с атмосферным

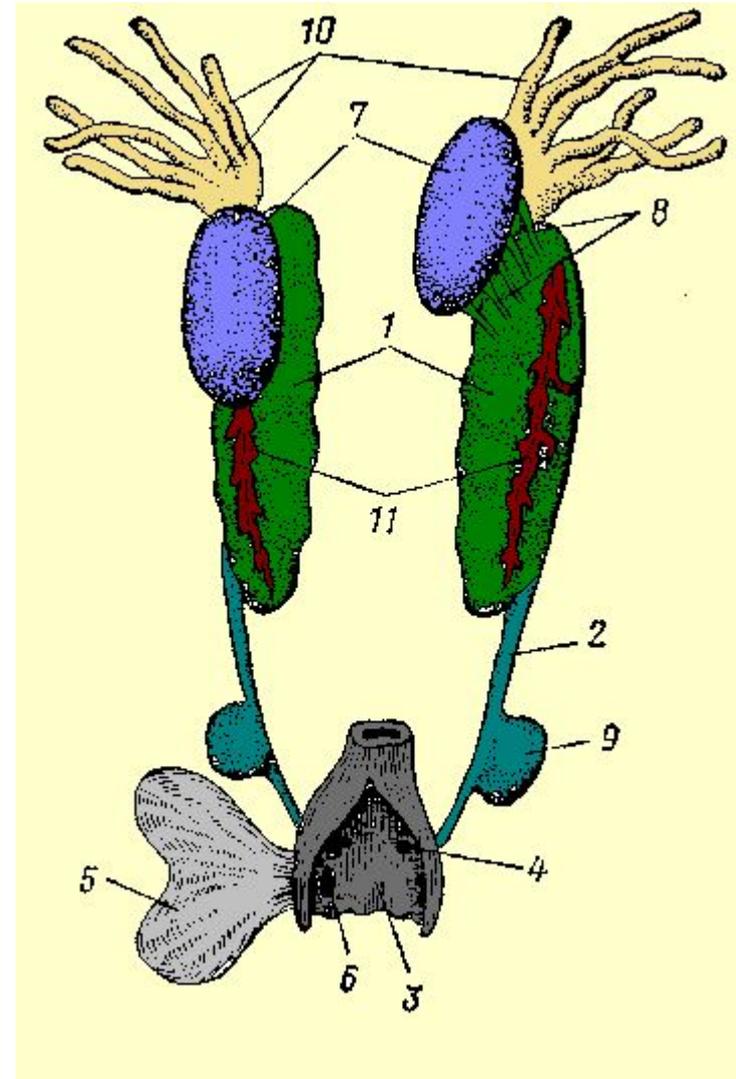
III - дно ротовой полости начинает подниматься к нёбу и смешанный воздух из ротовой полости проталкивается в лёгкие

IV - гортанная щель закрывается, а дно ротовой полости прижимается к нёбу, выталкивая остатки смешанного воздуха через открывшиеся ноздри наружу

# выделительная система

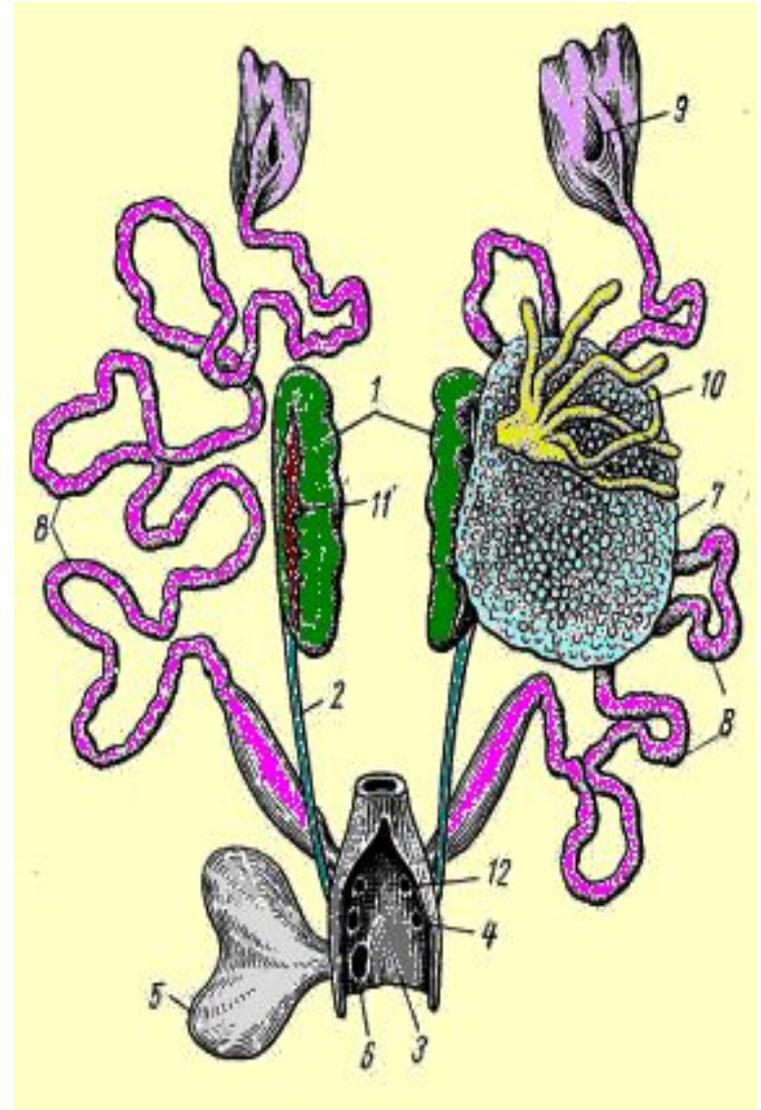
## Мочеполовая система самца лягушки

- 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



## Мочеполовая система самки лягушки

- 1 — почка,
- 2 — мочеточник,
- 3 — полость клоаки,
- 4 — мочевое отверстие,
- 5 — мочевои пузырь,
- 6 — отверстие мочевои пузыря,
- 7 — левый яичник ,
- 8 — яйцевод,
- 9 — воронка яйцевода,
- 10 — жировое тело (левое),
- 11 — надпочечник,
- 12 — половое отверстие (отверстие яйцевода)



# Водно-солевой обмен у земноводных

Большая часть видов - наземная, часть - водная.

Наземные выделяют мочевину - уреотелия,

водные виды и все головстики выводят аммиак - аммонителия.

## 1. Почки

Тип : мезонефрический (туловищный).

Строение сходно с почками рыб.

Форма: овальная, вытянутая, но не лентовидная.

Расположение: под крестцовым отделом позвоночника.

## 2. Кожа.

3. Жабры - у водных видов и головастиков.

при недостатке влаги

в почках

- ультрафильтрация воды из целома и кровотока (пресноводный тип),

- усилена реабсорбция солей, сахаров и т.п.

Вода может поступать и через кожу.

В этом случае земноводные почти не пьют, их почки выделяют слабоконцентрированную мочу.

Кожа может активно транспортировать из среды ионы солей против градиента концентрации.

при недостатке влаги

в почках

- растёт реабсорбция воды

при повышении солёности

в почках

- ослабевает клубочковая фильтрация,

- растёт реабсорбция воды,

- снижается реабсорбция солей.

У **эвригалинных** (терпимых к колебаниям солёности) видов активизируется всасывание из мочевого пузыря **мочевины**, которую кровь разносит по тканям тела. Так повышается сопротивляемость проникновению воды (как у хрящевых рыб).

Для сбережения влаги тела используются и **поведенческие приёмы**:

укрывание в жаркие часы дня,

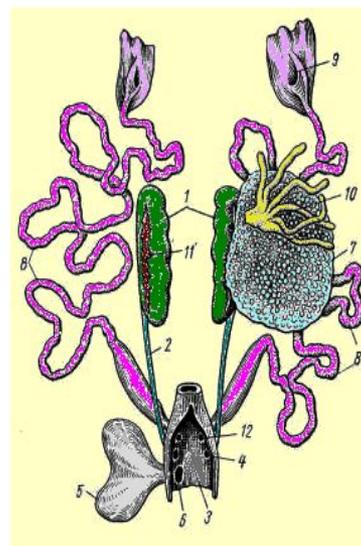
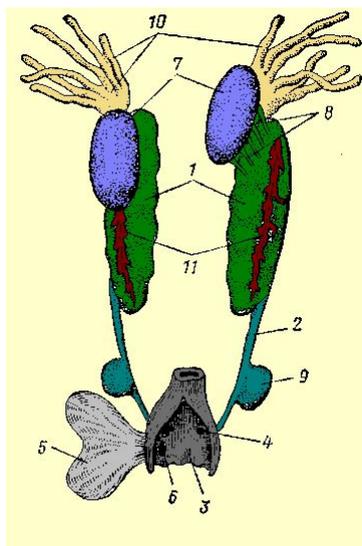
ночная активность,

спячка в засушливый период,

использование воды из лимфатических полостей и мочевого пузыря.

# Размножение и развитие амфибий

Строение половой системы сходно с другими первичноводными:  
у самцов **вольфов канал** служит и мочеточником и семяпроводом,  
**мюллеров канал** редуцирован  
у самок **вольфов канал** - мочеточник,  
**мюллеров канал** - яйцевод, воронка которого открывается в по-  
лость тела.



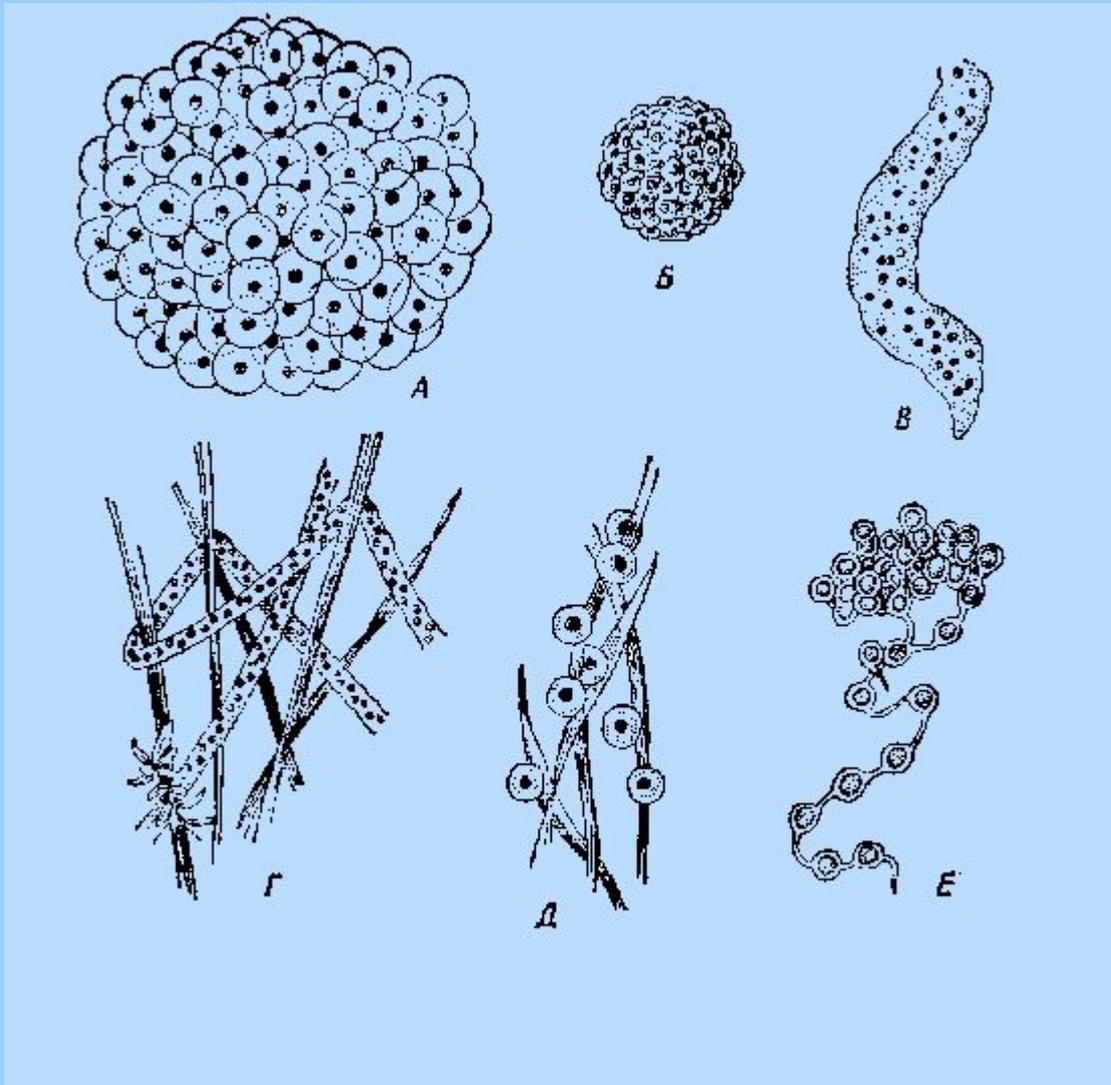
Типы оплодотворения:

у бесхвостых - наружное

у многих безногих и хвостатых - наружно-внутреннее,

копулятивных органов нет.

**Яйца** (икра) развивается в водной среде, редко - в сырых местах.  
Забота о кладке.

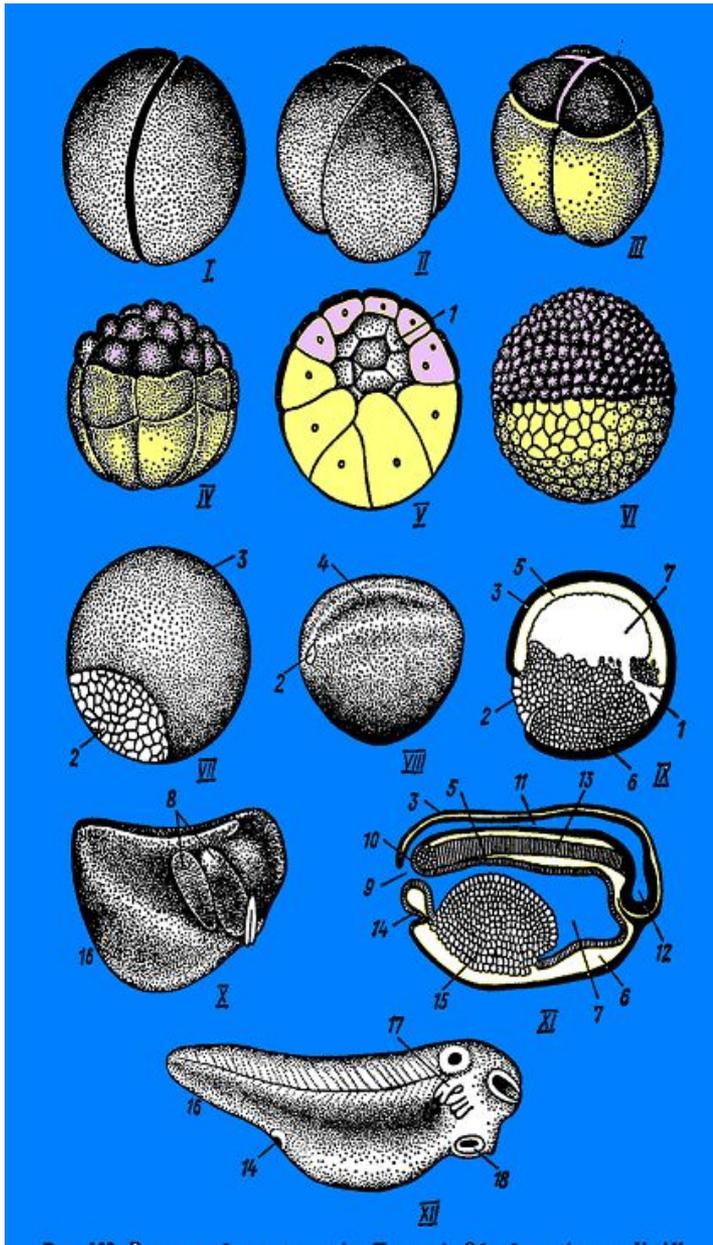


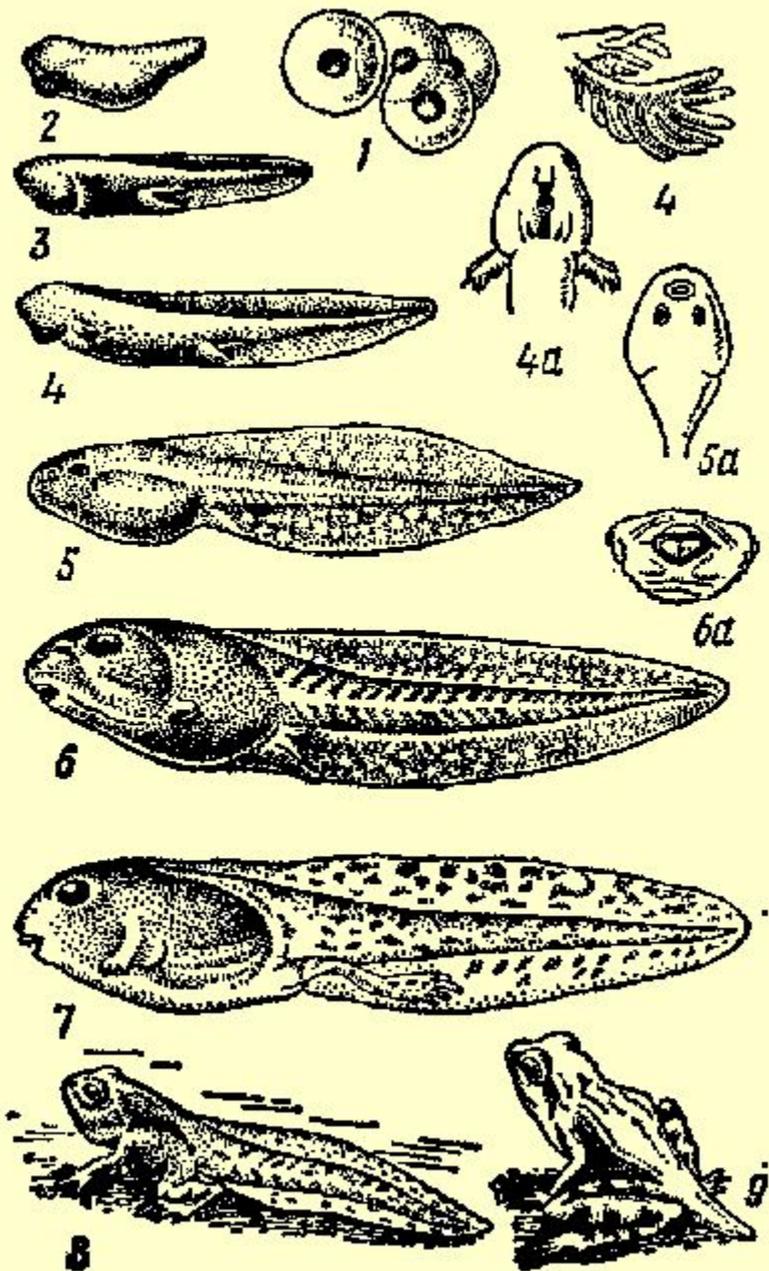
Вид кладок амфибий.

А - лягушка,  
Б- квакша,  
В- чесночница,  
Г- жаба,  
Д- жерлянка,  
Е- жаба-повитуха

## Развитие яйца лягушки

- 1- бластоцель,
- 2- желточная пробка,
- 3- эктодерма,
- 4- медулярная бороздка,
- 5- энтодерма,
- 6- мезодерма,
- 7- полость первичной кишки,
- 8- впадины будущих жаберных щелей,
- 9- гастропор,
- 10- нервно-кишечный канал,
- 11- спинной мозг,
- 12- головной мозг,
- 13- хорда,
- 14- район будущей клоаки,
- 15- желточные клетки,
- 16- хвост,
- 17- наружные жабры,
- 18- присоска





Личинки (головастики) также растут и развиваются в воде.

Водный этап развития завершается **метаморфозом** (превращением), при котором организм меняет водное строение на наземное

### Развитие остромордой лягушки

1- икра,

2- вылупившаяся личинка,

3 и 4- рост наружных жабр и плавниковой складки,

4а- вид ротовой присоски,

4б- вид наружной жабры,

5- развитие жаберной крышки,

5а- рот головастика,

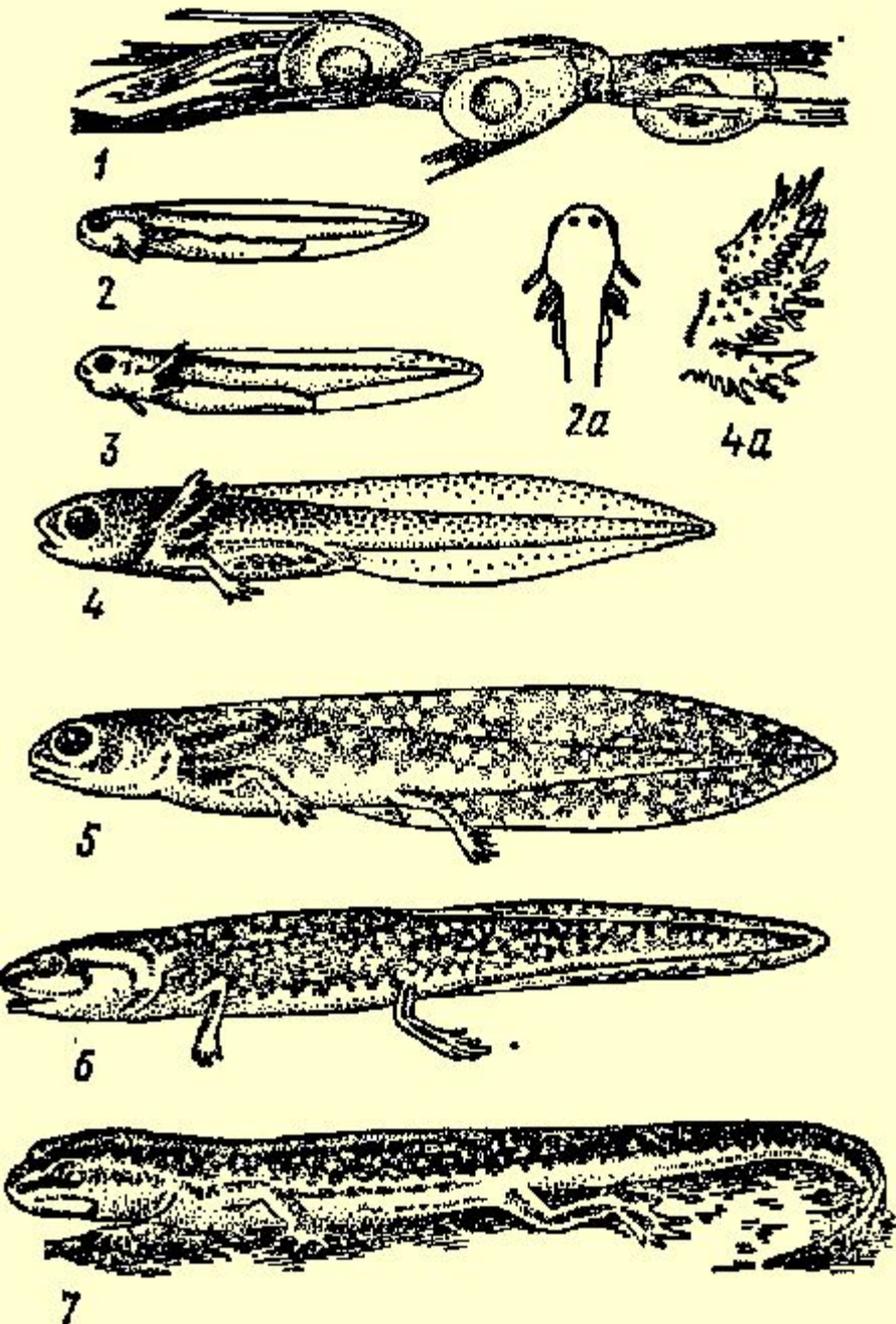
6- появление зачатков лап,

6а- ротовой аппарат головастика.

7- завершение развития лап,

8- прорыв передних лап наружу,

9- вид при выходе на сушу



## Развитие обыкновенного тритона

- 1- икра,
- 2- вылупившаяся личинка,
- 3- прорыв рта и начало ветвления наружных жабр,
- 4- полное развитие наружных жабр, расчленение передних лап,
- 4а- вид наружных жабр,
- 5- расчленение задних лап,
- 6- начало редукции наружных жабр и плавниковой складки,
- 7- вид при выходе на сушу.