



Лекция №11

Анамния и амниота

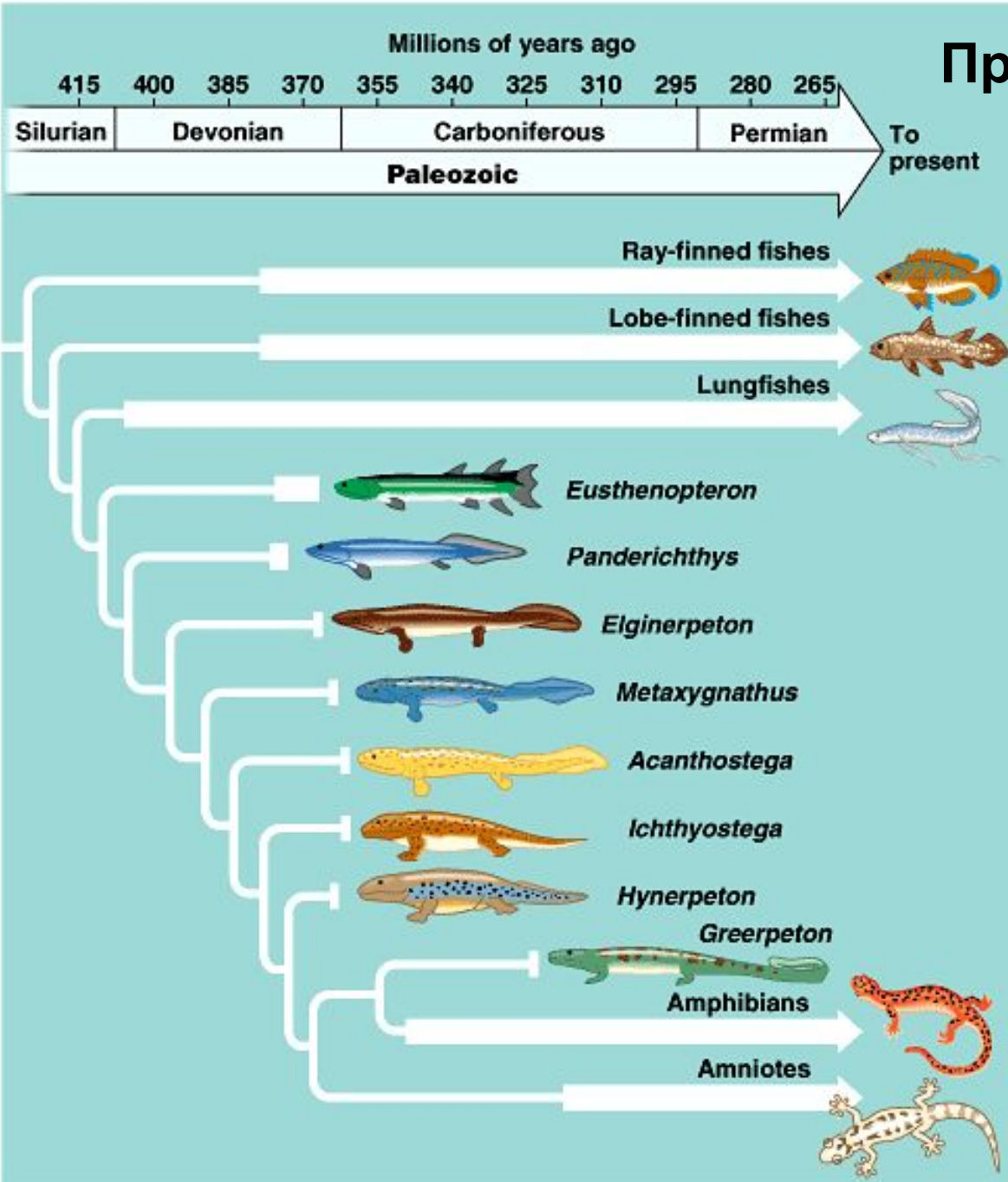
Блохин
Геннадий
Иванович

Содержание лекции

- Характеристика группы Anamnia
- Характеристика группы Amniota
- Происхождение пресмыкающихся
- Эволюция пресмыкающихся

- Земноводные будучи переходным (амфибиотическим) классом тетрапод сохранили еще определенные черты сходства с водными позвоночными (рыбами и бесчелюстными), хотя они и относятся к разным надклассам позвоночных животных, что подчеркивает принципиальные отличия между ними.
- На основании сходства ряда принципиальных особенностей их организации, классы круглоротых, хрящевых рыб, костных рыб и земноводных объединяют в группу *анамний* (не придавая ей таксономического значения); остальные классы - пресмыкающихся, птиц и млекопитающих - составляют группу наземных позвоночных - *амниот*.

Происхождение Анамний



Систематика анамний

Подтип позвоночные

Раздел Бесчелюстные

Надкласс Бесчелюстные

Класс Круглоротые

Раздел Челюстноротые

Надкласс Рыбы

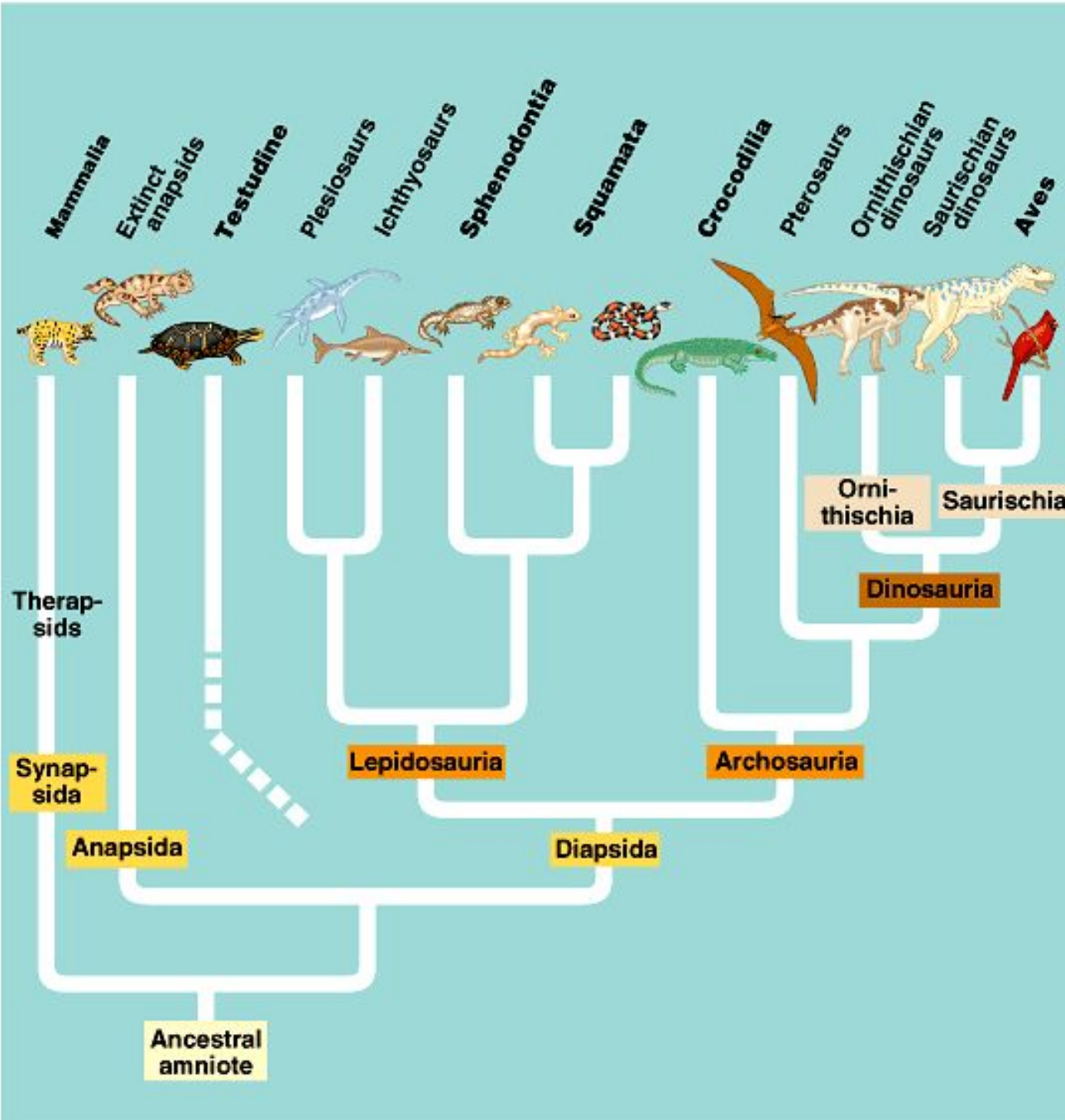
Класс Хрящевые рыбы

Класс Костные рыбы

Надкласс Четвероногие

Класс Земноводные

Происхождение Amniota



Систематика амниот

Надкласс Четвероногие

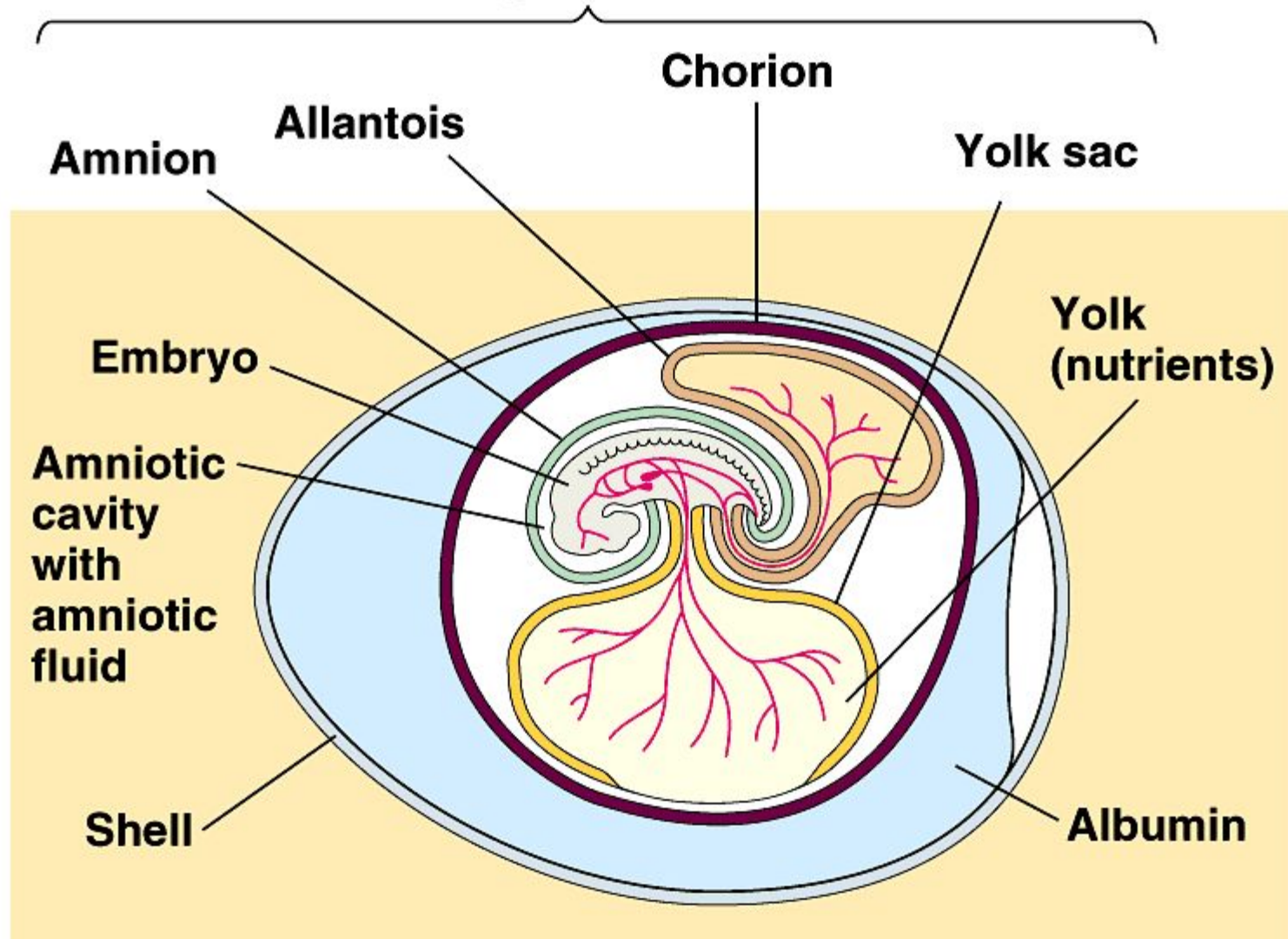
Класс Пресмыкающиеся

Класс Птицы

Класс Млекопитающие

- **Особенности организации.** У большинства анамний оплодотворение наружное, но у хрящевых рыб и части земноводных — внутреннее. Яйцо развивается в воде, вылупившаяся личинка ведет водный образ жизни и только после метаморфоза земноводные могут покинуть водную среду; лишь у немногих земноводных возникают приспособления, обеспечивающие возможность развития яйца вне воды. По этим особенностям анамнии — первичноводные позвоночные, ведущие водный образ жизни постоянно или на начальных этапах онтогенеза. Амниоты - первичноназемные позвоночные. Оплодотворение у них только внутреннее. У яйцекладущих, амниот яйцо может развиваться только в воздушной среде; вторично перешедшие к обитанию в водоемах амниоты для откладки яиц выходят на сушу (морские черепахи, крокодилы и др.) или у них развивается живорождение (морские змеи). Личиночная стадия отсутствует, развитие идет без метаморфоза. Различия между анамниями и амниотами проявляются в строении яиц, характере эмбрионального развития и во многих особенностях строения взрослых особей.
- **Строение яиц.** Яйца анамний окружены студенистой оболочкой, обеспечивающей сохранение формы яйца в воде; желтка относительно немного, а необходимая для развития зародыша вода поступает извне через проницаемые яйцевые оболочки. В яйцах амниот заметно возрастает количество желтка, содержащего необходимые для формирования зародыша пластические и энергетические вещества. Резко увеличивается белковая оболочка (белок яйца), содержащая достаточный для развития зародыша запас воды. Образуются наружные оболочки, одна из которых особенно плотна и обеспечивает сохранение формы яйца в воздушной среде, у пресмыкающихся она слагается из переплетающихся волокон рогоподобного вещества и имеет пергаментообразный вид; у некоторых видов откладывающиеся между волокнами кристаллики извести увеличивают прочность скорлуповой оболочки. У крокодилов и птиц из кристаллов углекислой и фосфорнокислой извести, скрепленных волокнами органического вещества, образуется прочная скорлупа. Пронизывающие ее тонкие извитые каналы обеспечивают доступ внутрь яйца кислорода и выполняют роль фильтра, задерживающего микробов и споры грибов. Во время эмбриогенеза часть известковых солей растворяется и, поступая внутрь яйца, используется при формировании скелета зародыша.

Extraembryonic membranes



- **Эмбриональное развитие.** У анамний развивающаяся яйцеклетка претерпевает полное, хотя и неравномерное, дробление. Сформировавшаяся личинка прорывает яйцевые оболочки и выходит в воду, где дышит жабрами. Выросшая личинка земноводных проходит метаморфоз, во время которого образуются конечности наземного типа, формируется легочное дыхание и перестраивается кровеносная система, что позволяет перейти к наземному образу жизни. У амниот яйцеклетка перегружена желтком. Поэтому дробление идет только на анимальном полюсе, где образуется плавающий на желтке однослойный зародышевый диск. На нем возникает первичная бороздка, в которой часть клеток перемещается под эктодерму, давая начало мезодермальному и энтодермальному слоям. После этого образуются сомиты и начинается формирование всех систем органов. Одновременно по краевым участкам зародышевого диска образуется полая кольцевая складка (полость внутри нее называют внезародышевой). Разрастаясь, она постепенно окружает зародыш, а ее края срастаются так, что наружный и внутренний листки становятся непрерывными: возникают наружная - серозная - зародышевая оболочка и внутренняя оболочка - амнион (отсюда и название амниоты, т. е. имеющие амнион). В результате зародыш оказывается погруженным в амниотическую полость, которая заполняется амниотической жидкостью, выделяемой клетками амниона; эта жидкость предохраняет зародыш от высыхания и механических повреждений и создает для него благоприятную среду. Она изотонична жидкостям тела развивающегося зародыша.
- Однако с образованием амниотической полости доступ кислорода к зародышу затрудняется; не может зародыш и выделять в амниотическую полость продукты распада, так как это быстро привело бы к самоотравлению. Опасность того и другого устраняется образованием специального зародышевого органа - аллантоиса, или зародышевого мочевого пузыря. Он развивается как выпячивание задней кишки зародыша и внедряется во внезародышевую полость между амнионом и серозной оболочкой; в него и сбрасываются продукты распада. Одновременно аллантонс служит зародышевым органом дыхания; в его наружной стенке, примыкающей к серозной оболочке, развивается капиллярная сеть, в которой кровь насыщается атмосферным кислородом, проникающим через поры скорлуповой оболочки. У высших млекопитающих аллантоис вместе с примыкающей к нему частью серозной оболочки участвует в образовании плаценты, или детского места, - органа, обеспечивающего обмен между зародышем и материнским организмом. Жаберные щели у зародышей амниот прорываются, но вскоре исчезают; лишь первая жаберная щель преобразуется в полость среднего уха. Жабры не появляются даже и в виде зачатков. Сформировавшийся зародыш прорывает зародышевые и скорлуповые оболочки; он вполне приспособлен к жизни в воздушной среде.
- Эти особенности строения яйца и эмбрионального развития были частью тех важных приобретений, которые позволили амниотам в отличие от земноводных полностью порвать с водной средой и заселить все участки суши.

Одна из наиболее сложных проблем - появление яйца со скорлупой. Предполагаемые предшественники пресмыкающихся откладывали свои мягкие, студенистые яйца в воде, где происходило наружное оплодотворение. Пресмыкающиеся, являясь наземными животными, откладывают свои яйца на суше, но развивающиеся внутри яиц зародыши все же нуждаются в жидкой окружающей среде. Яйцо со скорлупой разрешает эту проблему. Но с этим связано большое изменение процесса оплодотворения: для этого требуется внутреннее оплодотворение до того, как яйцо оденется скорлупой. Чтобы осуществить это, необходимы новые половые органы, новое поведение в спаривании и новые инстинкты.

Покрытие яйца скорлупой привело бы к последующим удивительным изменениям, обеспечивающим развитие пресмыкающегося и, в конце концов, его высвобождение из яйца. Например, внутри скорлупы должны присутствовать разные оболочки и мешки, такие, как амнион. Амнион заполнен жидкостью, в которой развивается зародыш. Аллантоис принимает и скапливает продукты обмена веществ зародыша, служа своего рода мочевым пузырем. Он также снабжен кровеносными сосудами, которые поглощают кислород, проникающий сквозь скорлупу, и доставляет его к зародышу».

Существуют еще и другие сложные различия, которые невозможно объяснить эволюционной теорией. Зародыши в яйцах рыб и земноводных выделяют продукты обмена веществ в окружающую их воду в виде растворимой мочевины. Но внутри покрытых скорлупой яиц пресмыкающихся мочевины была бы смертельной для зародышей. Поэтому в яйцах, которые покрыты скорлупой, идут совершенно иные химические процессы: отходы - нерастворимая мочевиная кислота - скапливаются в аллантоисе. Следует принять во внимание также и следующее: яичный желток служит питанием для растущего зародыша, позволяя пресмыкающемуся вылупиться полностью развитым, - в отличие от земноводных, которые не выходят из яйца в зрелом виде. А для того чтобы выбраться из скорлупы, зародыш снабжен характерным яичным зубом, при помощи которого он прорывается из своего заключения.

- **Усиление взрослых особей.** Кожа ананний пронизана для воды и газов и покрыта слизью, выделяемой многочисленными кожными железами. Она участвует в газовом и водном обмене и удалении продуктов распада. Защитные кожные образования - чешуи, покровные кости - развиваются в соединительнотканном слое кожи. У амниот резко сокращается количество кожных желез (кроме млекопитающих), а поверхностные слои эпидермиса ороговевают (в клетках накапливается кератогиалин), что делает кожу мало проницаемой для воды и газов. Это исключает ее участие в дыхании и выделении, но вместе с тем предохраняет организм от иссушения. Защитные роговые образования кожи амниот - чешуи, когти, перья, волосы - производные эпидермиса. Роговые чешуи улучшают защиту тела от механических и химических повреждений, а у птиц и млекопитающих перьевой и волосистой покров выполняет и теплоизолирующую функцию, обеспечивая теплокровность.
- Совершенствование опорно-мышечной системы значительно увеличивает подвижность амниот по сравнению с анамниями (земноводными). Это выражается в полном окостенении скелета, в большей дифференцировке позвоночного столба, усилении поясов конечностей и укреплении их связи с осевым скелетом, в большем развитии и дифференцировке мускулатуры.
- Усиление челюстей, развитие жевательной мускулатуры и дальнейшая дифференцировка пищеварительного тракта позволили расширить спектр используемых кормов и повысить степень их усвоения. Возрастание потребления кислорода обеспечивается увеличением поверхности легких и интенсификацией дыхания благодаря образованию грудной клетки. У пресмыкающихся, по сравнению с земноводными, усиливается разобщенность большого и малого кругов кровообращения, а у птиц и млекопитающих они полностью разделены. Число эритроцитов в единице объема крови увеличивается, а их размеры уменьшаются; поэтому возрастает общая поверхность эритроцитов и увеличивается кислородная емкость крови. Параллельно растет масса красного костного мозга - основного органа кроветворения у амниот.
- Характерные для анамний мезонефрические почки функционируют только у зародышей амниот. Во второй половине эмбрионального развития формируются метанефрические, или тазовые, почки, одновременно развиваются их протоки - мочеточники. У самок амниот редуцируются мезонефрические почки и вольфовы каналы; сохраняются выполняющие функцию яйцеводов мюллеровы каналы. У самцов сохраняется лишь часть мезонефрической почки, становящейся придатком семенника, вольфовы каналы выполняют функцию семяпроводов. В метанефрической почке, по сравнению с мезонефрической, почечные канальцы (нефроны) заметно усложняются. Выделение продуктов распада идет не только путем фильтрации плазмы из капилляров клубочков в просвет боуменовых капсул, но и секрецией железистыми клетками стенок почечных канальцев. Этот фильтрат - первичная моча, проходя по почечному канальцу, существенно изменяется, так как через его стенки идет обратное всасывание воды и абсорбция ряда нужных организму веществ - солей, органических молекул и т. п. Благодаря этому метанефрическая почка амниот не только служит практически единственным органом выделения, но активно участвует в водном и солевом обмене, обеспечивая экономию воды.
- У амниот возрастают относительные размеры головного мозга, особенно переднего (где резко возрастает число нервных клеток в дне мозга - в полосатых телах), и мозжечка. У пресмыкающихся и птиц в крыше переднего мозга увеличиваются скопления нервных клеток (зачатки этих скоплений обнаруживаются у земноводных), а у млекопитающих они разрастаются в кору больших полушарий - неопаллиум, где образуются новые высшие мозговые центры. Изменения в деталях строения рецепторов повышают их эффективность. Органы боковой линии у амниот не развиваются.
- Все эти преобразования обеспечивают амниотам, по сравнению с анамниями, в среднем более высокий уровень жизнедеятельности, большую устойчивость по отношению к неблагоприятным изменениям внешней среды. Усложнение высшей нервной деятельности находит свое выражение в возрастании роли индивидуального опыта, в усложнении внутривидовой организации и межвидовых взаимоотношений. Более высокий уровень жизнедеятельности сделал возможным более активные отношения с абиотическими и биотическими факторами окружающей среды и позволил амниотам заселить практически все биотопы суши. Некоторые группы пресмыкающихся, млекопитающих и птиц вторично освоили водные биотопы, успешно конкурируя в них с первичноводными позвоночными - анамниями.

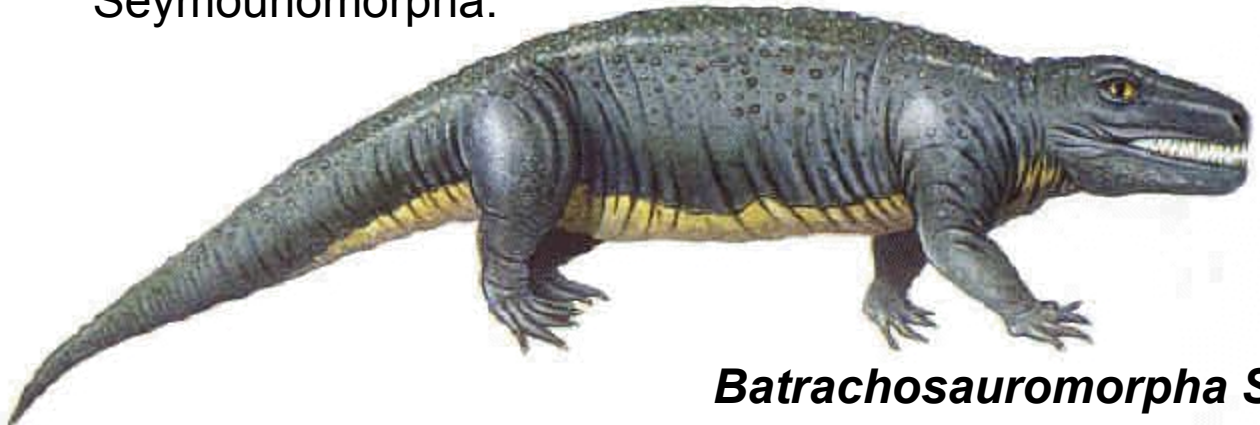
- Остатки наиболее древних пресмыкающихся известны из верхне каменноугольного периода (верхнего карбона; возраст примерно 300 млн. лет). Однако их обособление от земноводных предков должно было начаться раньше, видимо, в среднем карбоне (320 млн. лет), когда от примитивных эмболомерных стегоцефалов - антракозавров, подобных Diplovertebron, обособлялись формы, видимо, обладавшие большей наземностью. Как и их предки, они были еще связаны с влажными биотопами и водоемами, питались мелкими водными и наземными беспозвоночными, но обладали большей подвижностью и несколько большим мозгом; возможно, у них уже началось ороговение покровов.



Diplovertebron

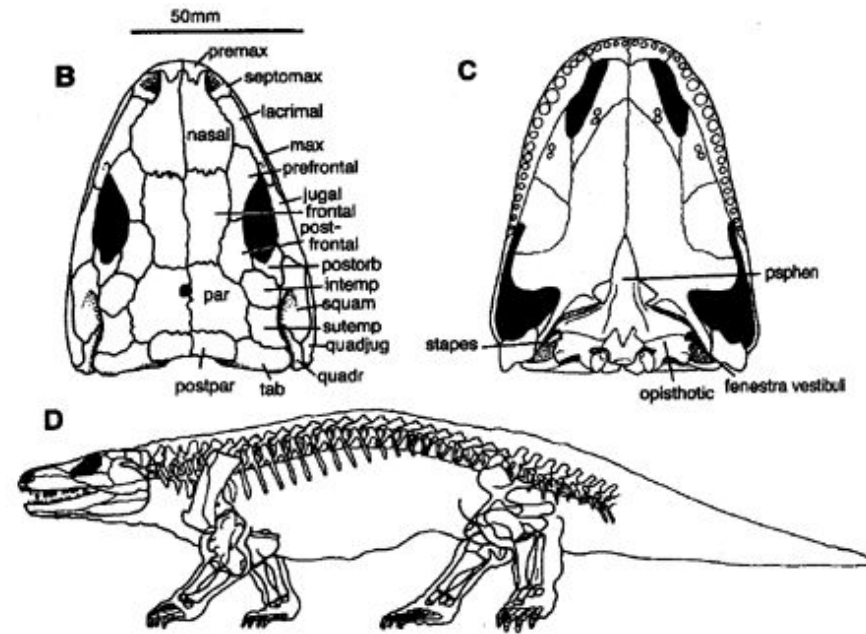


В среднем карбоне от подобных форм возникает новая ветвь - сеймуриоморф - *Seymouriomorpha*.



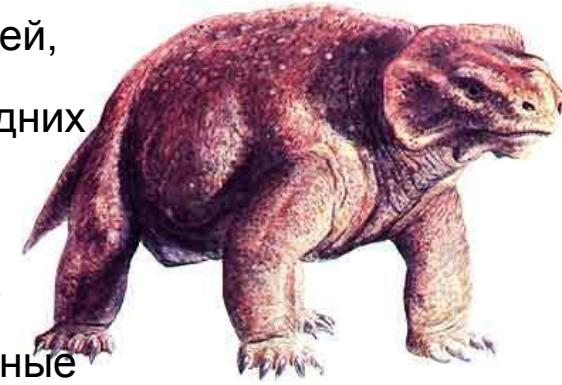
Batrachosauromorpha Seymouriamorpha (Fam.)

- Остатки сеймуриоморф обнаружены в верхнем карбоне - нижней перми. Они занимают переходное положение между земноводными и пресмыкающимися, имея несомненные рептильные черты; некоторые палеонтологи относят их к амфибиям. Строение их позвонков обеспечивало большую гибкость и одновременно прочность позвоночника; наметилось преобразование двух первых шейных позвонков в атлант и эпистрофей. Для наземных животных это создавало важные преимущества при ориентации, охоте за подвижной добычей и защите от врагов. Скелет конечностей и их поясов полностью окостеневал; имелись длинные костные ребра, однако, еще не замыкавшие в грудную клетку. Более сильные, чем у стегоцефалов, конечности приподнимали тело над грунтом. Череп имел затылочный мышцелок; у части форм сохранялись жаберные дуги. Сеймурия, котлассия (найдена на Сев. Двине), как и другие сеймуриоморфы, еще были связаны с водоемами; полагают, что они, возможно, еще имели водных личинок.



Seymouriomorpha

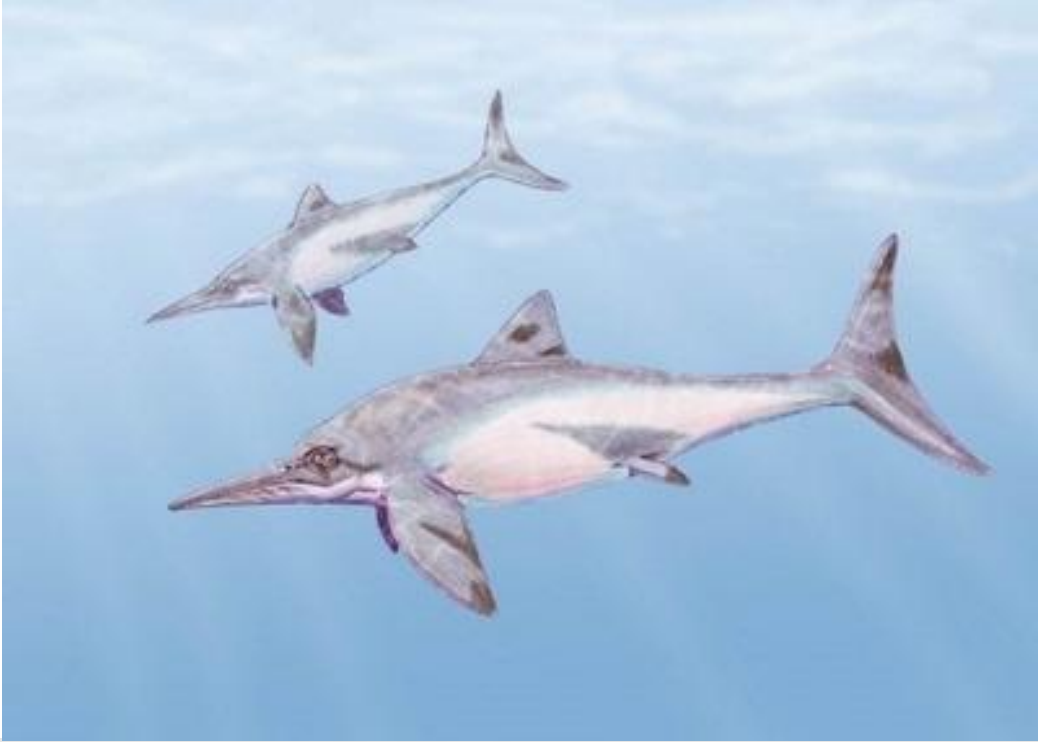
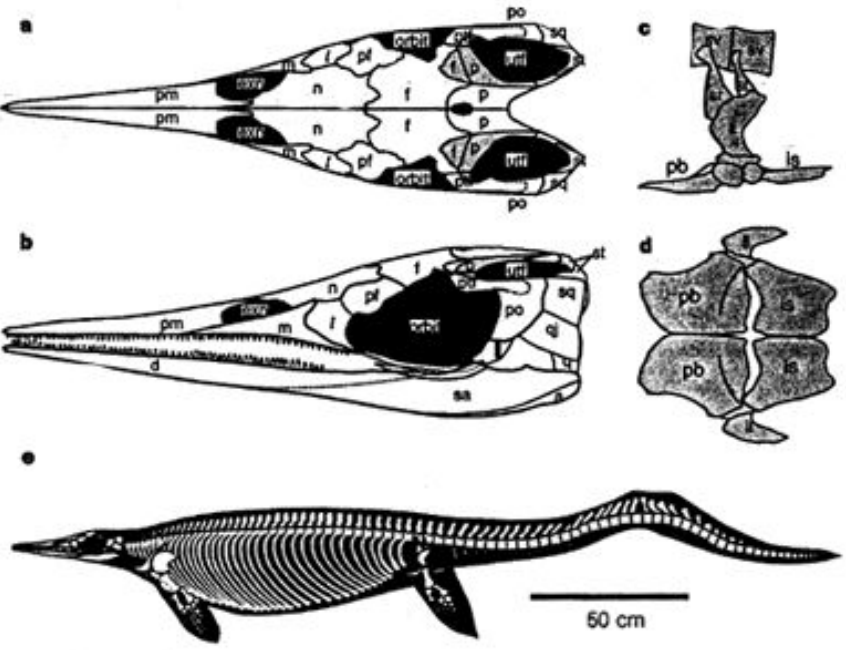
Котилозавры



- Когда сложился присущий амниотам характер размножения и развития яйца в воздушной среде, пока не ясно. Можно предполагать, что это произошло в карбоне при становлении котилозавров - Cotylosauria. Крыша их черепа была сплошной и состояла из костей, характерных и для современных пресмыкающихся. Завершилось образование атланта и эпистрофея. Покровные кости пояса передних конечностей были развиты слабее, чем у сеймурии. Конечности у некоторых форм уже поднимали тело над землей. В крестцовом отделе было 2-5 позвонков. Адаптивная радиация этой группы энергично шла в конце карбона и в пермском периоде. Среди них были мелкие похожие на ящериц формы, питавшиеся, видимо, различными беспозвоночными, и крупные (длиной до 3 м) массивные растительноядные парейзавры типа северодвинского скутозавра. Часть котилозавров вела полуводный образ жизни, населяя влажные биотопы, а другие, видимо, стали настоящими наземными обитателями.

- Теплый и влажный климат карбона благоприятствовал земноводным. В конце карбона - начале перми интенсивное горообразование (поднятие гор Урала, Карпат, Кавказа, Азии и Америки - герцинский цикл) сопровождалось расчленением рельефа, усилением зональных контрастов (похолодание в высоких широтах), уменьшением площади влажных и возрастанием доли сухих биотопов. Это способствовало становлению наземных позвоночных. Основной предковой группой, давшей все многообразие ископаемых и современных пресмыкающихся, были названные выше котилозавры. Достигнув расцвета в перми, они, однако, вымерли уже к середине триаса, видимо, под воздействием конкурентов - обособившихся от них разнообразных прогрессивных групп пресмыкающихся. В перми от котилозавров отделились черепахи - Chelonia - единственные их прямые потомки, сохранившиеся до наших дней. У первых черепах, как, например, у пермской Eunotosaurus, резко расширенные ребра еще не образуют сплошной спинной панцирь. Сеймуриоморфы, котилозавры и черепахи объединяются в подкласс Anapsida.

- Видимо, в верхнем карбоне от котилозавров произошел подкласс ихтиоптеригий – *Ichthyopterygia*, пресмыкающихся, вновь перешедших к водному образу жизни.
- В подкласс синаптозавров - *Synaptosauria* включают два отряда. Проторозавры — *Protorosauria* (некоторые палеонтологи включают проторозавров в подкласс лепидозавров) известны с верхнего карбона; это мелкие животные, внешне напоминавшие ящериц. Вели наземный образ жизни, позже появились древесные и водные формы. Вымерли, к началу мела. Значительно более разнообразные и многочисленные зауроптеригии - *Sauropterygia* известны с триаса: вели земноводный образ жизни; некоторые вновь перешли к жизни в воде; в юрском и меловом периоде достигли расцвета.



Ichthyopterygia



Synaptosauria



Плакодонт

отряд ископаемых морских
пресмыкающихся подкласса
синаптозавров



- В перми от котилозавров обособилась крупная ветвь диапсидных пресмыкающихся, в черепе которых образовались две височные ямы; эта группа в дальнейшем распалась на два подкласса: лепидозавров и архозавров. Наиболее примитивные диапсиды - отряд эозухий - *Eosuchia* подкласса *Lepidosauria* - мелкие (до 0,5 м), напоминающие ящериц пресмыкающиеся; имели амфицельные позвонки и мелкие зубы на челюстях и небных костях; вымерли в начале триаса.
- В перми от каких-то эозухий отделились клювоголовые – *Rhynchocerphalia*.
- В конце перми от примитивных диапсид (возможно, непосредственно от эозухий) обособились чешуйчатые - *Squamata* (ящерицы), ставшие многочисленными и разнообразными в мелу. В конце этого периода от ящериц произошли змеи. Расцвет чешуйчатых приходится на кайнозойскую эру; они составляют подавляющее большинство ныне живущих пресмыкающихся.

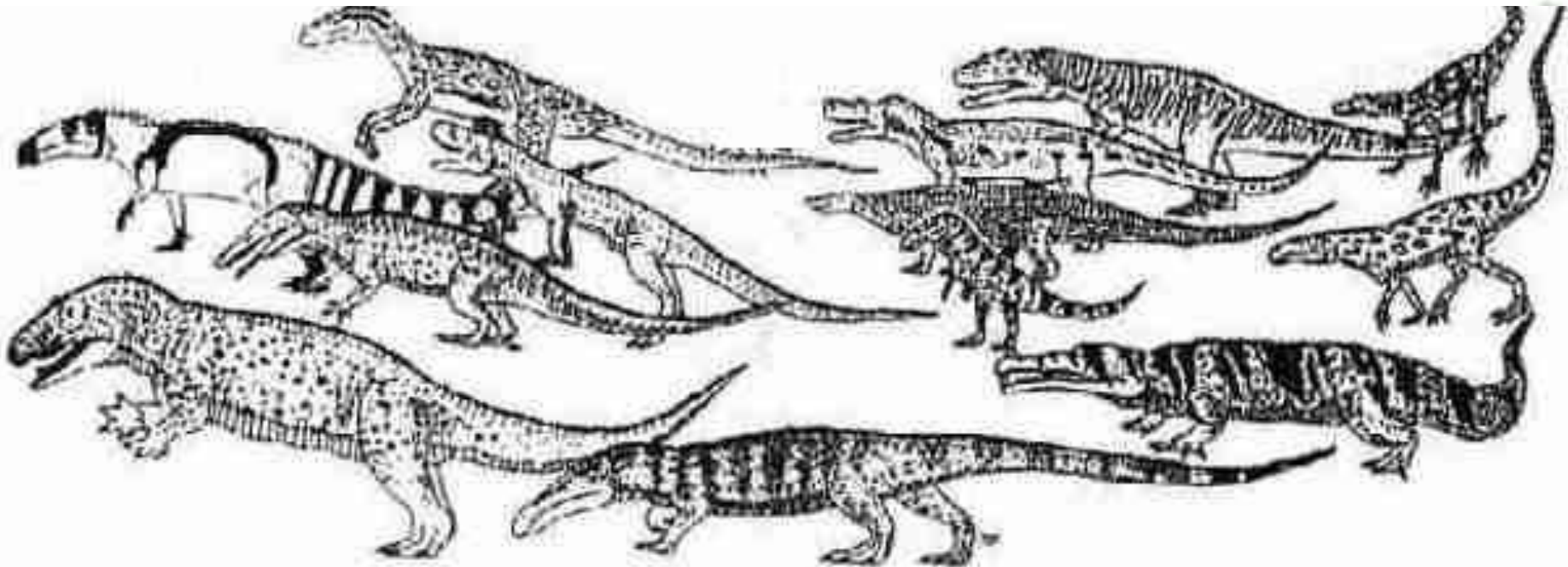
Наиболее разнообразным по формам и экологической специализации в мезозойскую эру был подкласс архозавров Archosauria. Архозавры заселяли сушу, водоемы и завоевывали воздух. Исходной группой архозавров были текодонты - Thecodontia (или псевдозухии), обособившиеся от эозухий, видимо, в верхней перми и достигшие расцвета в триасе. Они походили на ящериц длиной от 15 см до 3-5 м, большинство вело наземный образ жизни; задние конечности обычно были длиннее передних. Некоторые из текодонтов (орнитозухии), вероятно, лазили по ветвям и вели древесный образ жизни; видимо, от них произошел потом класс птиц. Другая часть текодонтов перешла к полуводному образу жизни; от них в конце триаса возникли крокодилы - Crocodilia, образовавшие в юре - мелу много, различных форм. По палеонтологическим материалам хорошо прослеживается, как в конце мела — начале третичного периода формировался тип строения, характерный для современных крокодилов (перемещение ноздрей, образование вторичного неба, редукция ключиц, возникновение предельных позвонков и др.). В середине триаса от текодонтов произошли летающие ящеры, или птерозавры, - Pterosauria;

В верхнем триасе от хищных, передвигавшихся преимущественно на задних конечностях псевдозухий (текодонтов), обособились еще две группы: ящеротазовые - Saurischia и птицетазовые - Ornithischia динозавры, различающиеся деталями строения таза.



Proterosuchus

Order Thecodontia



КЛАССИФИКАЦИЯ ДИНОЗАВРОВ

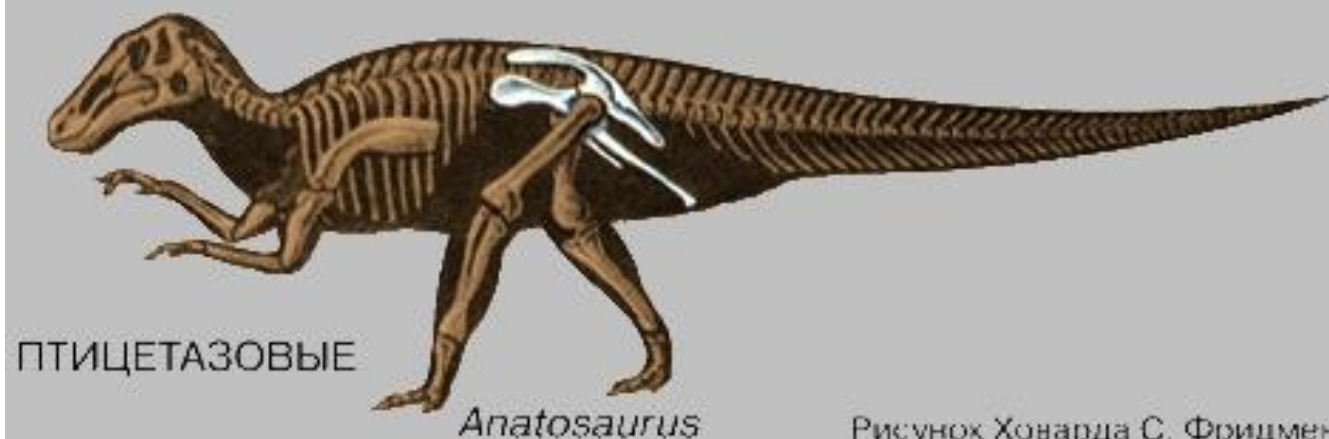
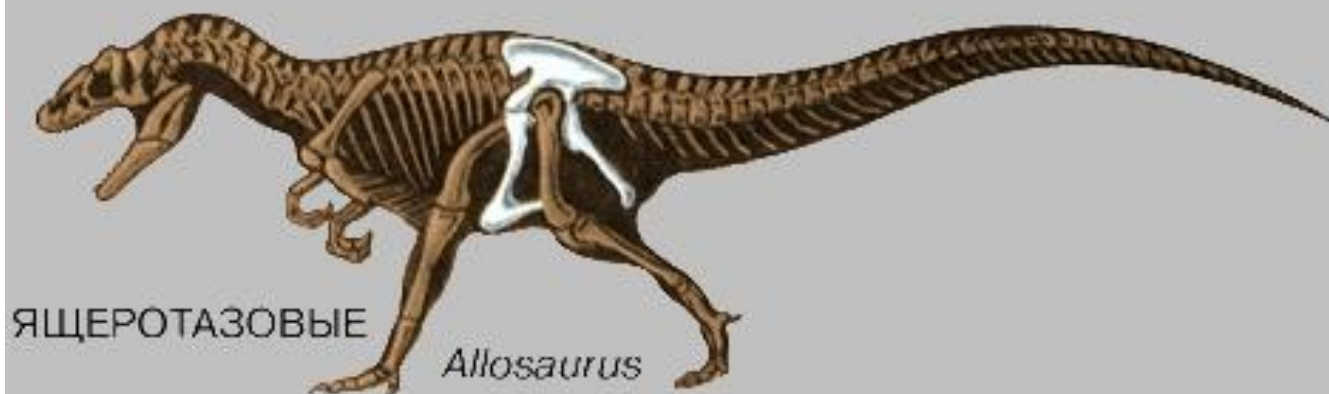


Рисунок Ховарда С. Фридмена

- Наконец, последняя ветвь пресмыкающихся - подкласс звероподобные, или синапсиды, - Theromorpha, seu Synapsida, едва ли не первой отделилась от общего ствола рептилий. Они обособились от примитивных каменноугольных котилозавров, населявших, видимо, влажные биотопы и еще сохранявших многие амфибийные черты (богатую железам кожу, строение конечностей и др.). Синапсиды начали особую линию развития рептилий. Уже в верхнем карбоне и перми возникли разнообразные формы, объединяемые в отряд пеликозавров - Pelycosauria. Они имели амфицельные позвонки, череп со слабо развитой одной ямой и одним затылочным мышцелком, зубы имелись и на небных костях, были брюшные ребра. По внешнему облику они походили на ящериц, длина их не превышала 1 м; лишь одиночные виды достигали 3-4 м длины. Среди них были настоящие хищники и растительноядные формы; многие вели наземный образ жизни, но встречались околотовные и водные формы. К концу перми пеликозавры вымерли, но раньше от них отделились зверозубые пресмыкающиеся - терапсиды — Therapsida. Адаптивная радиация последних шла в верхней перми - триасе, при непрерывно возрастающей конкуренции со стороны прогрессивных рептилий - особенно архозавров. Размеры терапсид варьировали в широких пределах: от мыши до крупного носорога. Среди них были растительноядные - мосхопс - Moschops - и крупные хищники с мощными клыками — иностранцевия - Inostrancevia (длина черепа 50 см) и др. Некоторые мелкие формы имели, подобно грызунам, большие резцы и, видимо, вели роющий образ жизни. К концу триаса - началу юры разнообразно и хорошо вооруженные архозавры полностью вытеснили зверозубых терапсид. Но уже в триасе какая-то группа мелких видов, вероятно, населявшая сырые, густо заросшие биотопы и способная к рытью убежищ, постепенно приобретала черты более прогрессивной организации и дала начало млекопитающим.



Therapsida

Pachydictes



Lophorhinus



Bullacephalus



Lobalopex



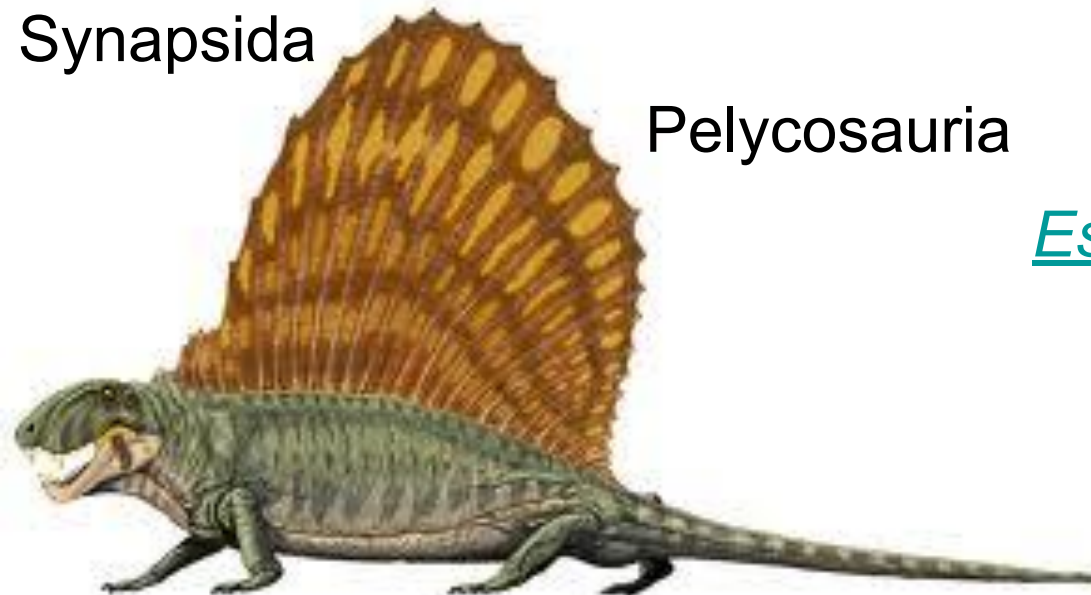
Lemurosaurus



Mal 290



Synapsida



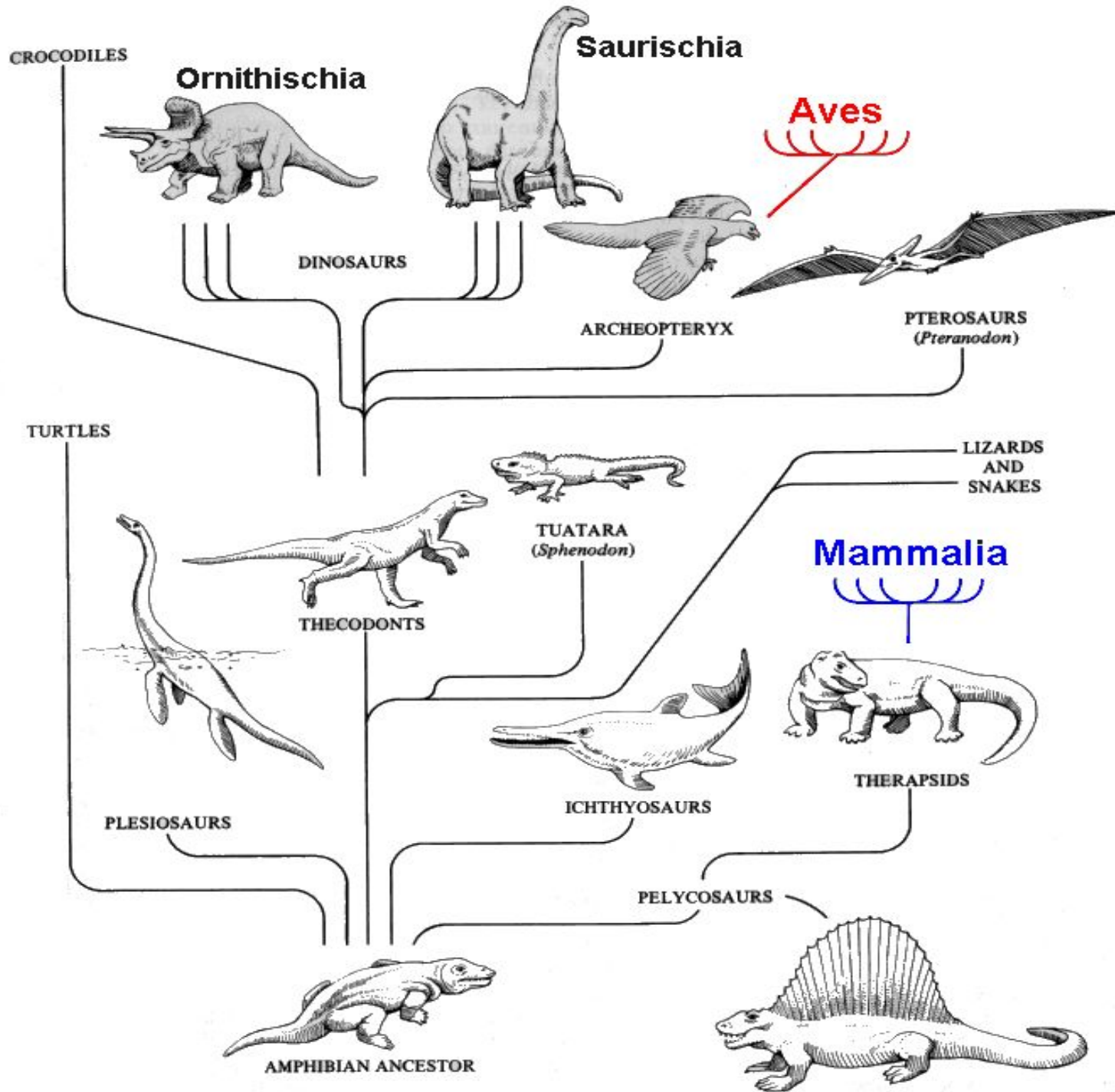
Pelycosauria

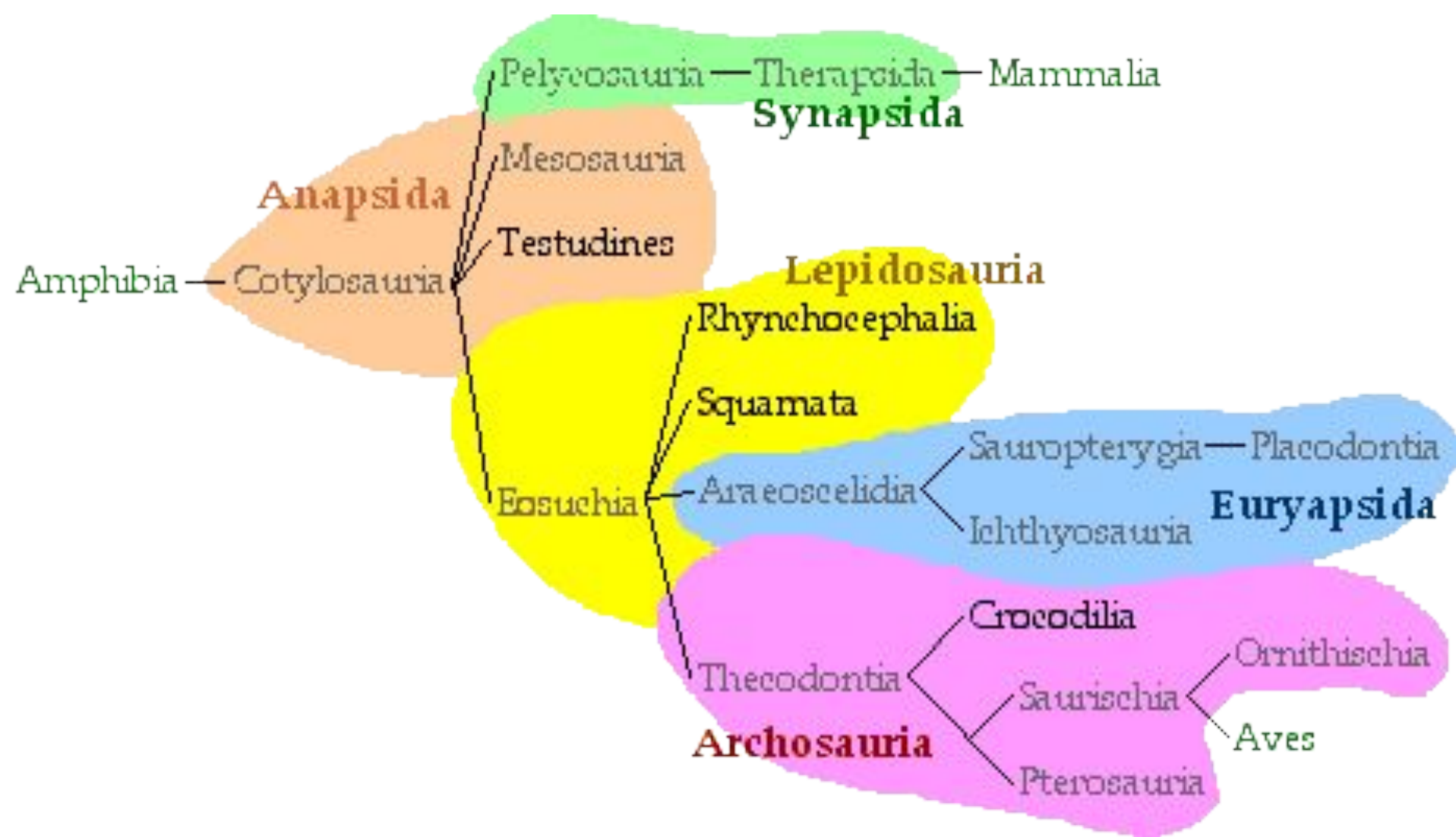
Дейноцефал

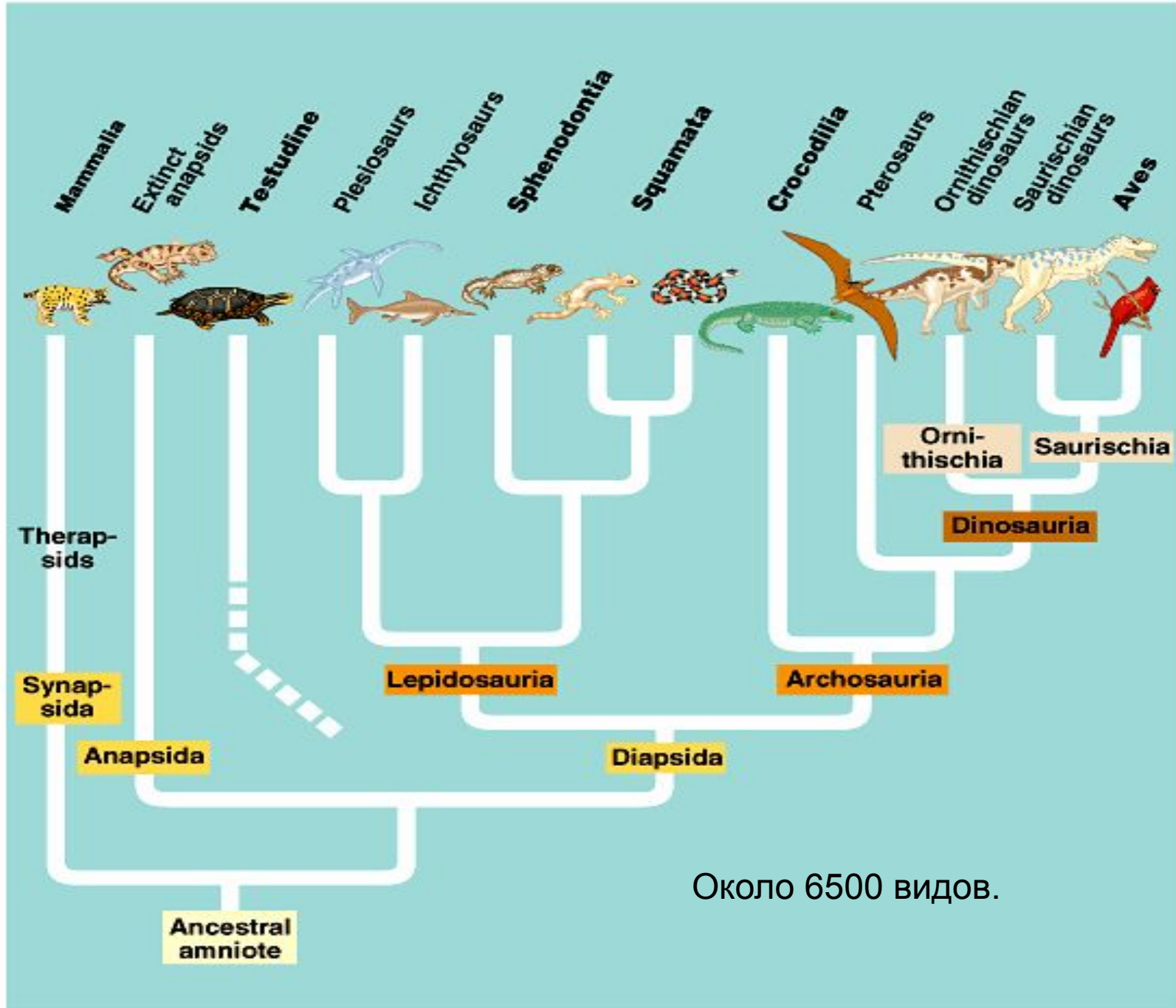
Estemmenosuchus



Пресмыкающиеся по сравнению с земноводными представляют собой следующий этап приспособления позвоночных животных к жизни на суше. Это первые настоящие наземные позвоночные, характеризующиеся тем, что размножаются на суше яйцами, дышат только легкими, механизм дыхания у них всасывательного типа (при помощи изменения объема грудной клетки), хорошо развиты проводящие дыхательные пути, кожа покрыта роговыми чешуйками или щитками, кожных желез почти нет, в желудочке сердца имеется неполная или полная перегородка, вместо общего артериального ствола от сердца отходят три самостоятельных сосуда, почки тазовые (метанефрос). У пресмыкающихся увеличивается подвижность, что сопровождается прогрессивным развитием скелета и мускулатуры: меняется положение различных отделов конечностей по отношению друг к другу и к телу, укрепляются пояса конечностей, позвоночник расчленяется на шейный, грудной, поясничный, крестцовый и хвостовой отделы, увеличивается подвижность головы. Череп пресмыкающихся, как и у птиц, в отличие от других позвоночных животных, соединяется с позвоночником одним (непарным) мыщелком. В скелете свободных конечностей характерны межзапястные (интеркарпальные) и межпредплюсневые (интертарзальные) сочленения. В поясе передних конечностей у них есть своеобразная покровная кость-надгрудинник. К примитивным особенностям пресмыкающихся как обитателей суши следует отнести наличие двух дуг аорты, смешанную кровь в артериях туловищного отдела, низкий уровень обмена веществ и непостоянную температуру тела. Современные пресмыкающиеся представляют собой лишь разрозненные остатки богатого и разнообразного мира рептилий, населявшего Землю в мезозойскую эру. Сейчас насчитывается около 7000 видов рептилий, т. е. почти втрое больше, чем современных земноводных.







Около 6500 видов.

Лекция закончена.
Благодарю за внимание.
Ваши вопросы.

Boven: een Scutosaurus wordt aangevallen door een [Inostrancevia](#) (Therapside).





Anapsida

Primitive reptiles. They lack the temporal fenestrae present in higher reptiles.

Synapsida

Single temporal fenestra. Westphalian B (Bashkirian) to Early Jurassic. Dominant amniotes during the Paleozoic.

Lepidosauria

The first group of reptiles with a diapsid skull. Overlapping scales. Originated Permian.

Archosauria

A more advanced group of diapsids. They walk with a more upright stance than the lepidosaurs and had a tendency towards bipedalism. Their teeth are set in sockets.

Euryapsida

Mostly marine reptiles. They had one temporal fenestra that appears homologous with the upper fenestra of diapsids.