СТРОЕНИЕ И ЖИЗНЕДЕЯТЕЛЬНОСТЬ ОРГАНИЗМА ЗЕМНОВОДНЫХ Условия обитания в воде и на суше земноводных резко отличны, и организация амфибий глубочайшим образом отличается от организации их водных предков. Влажность, постоянная для водной среды, на суше резко изменяется, и на большей части земной поверхности она относительно мала. Поскольку газообмен между организмом и средой возможен только через водную пленку, жабры, легко высыхающие на воздухе, оказываются непригодными как органы дыхания для наземных животных. Они заменяются у амфибий легкими. В отличие от жабр легкие расположены глубоко внутри тела и защищены от высыхания. Легкие земноводных представляют собой парные мешки, полые внутри. Их тонкие стенки на внутренней поверхности имеют более или менее развитое ячеистое строение. Однако поверхность легких у земноводных еще невелика. Так, у большинства лягушек отношение ее к поверхности кожи равно 2 : 3, в то время как у млекопитающих поверхность легкого в 50—100 раз больше поверхности кожи. Незначительное развитие легких у земноводных характеризует их как примитивных обитателей суши. Дыхательные пути у амфибий развиты также слабо. У хвостатых они представлены в виде довольно длинной трубки — трахеи; у бесхвостых это лишь короткая трахейно-гортанная камера, непосредственно переходящая в полость легких. Соответственно преобразованию органов дыхания у наземных позвоночных животных изменяется и механизм дыхания. У земноводных он еще примитивного нагнетательного типа. Животное набирает воздух в ротовую полость, для чего открывает ноздри и опускает дно ротовой полости. Затем ноздри закрываются клапанами, дно ротовой полости поднимается и воздух нагнетается в легкие. Удаление воздуха из легких происходит благодаря действию брюшной мускулатуры и спадению стенок легких. Механизм дыхания отличает земноводных не только от рыб, но и oт других наземных позвоночных, дыхание которых осуществляется при помощи изменения объема грудной клетки. Так как у земноводных относительная поверхность легких мала и они слабо вентилируются, то насыщение крови кислородом происходит не только через легкие, но и через кожу. Так, например, травяная лягушка получает через кожу 33% кислорода, а прудовая — 51%. Еще сложнее обстоит дело с удалением из организма углекислого газа. Благодаря недостаточной вентиляции легких углекислый газ скопляется в них и затрудняет дальнейшую диффузию этого вещества из крови. Основная масса углекислого газа диффундирует в окружающую среду через кожу (у прудовой лягушки 86%). У высших наземных позвоночных кожное дыхание ничтожно мало.

Покровы земноводных, функционирующие как дополнительный орган дыхания, отличаются в связи с этим рядом особенностей. Кожа у земноводных голая, что способствует свободному газообмену в кровеносных сосудах, образующих в ней густую сеть. Так как обмен газами между организмом и средой идет только через водную пленку, кожа земноводных постоянно увлажняется слизью, вырабатываемой многочисленными железами. Кроме слизистых, в коже земноводных помещаются еще и ядовитые железы, секрет которых защищает животное от врагов и различных микроорганизмов, для которых влажная кожа земноводных могла бы служить отличным белковым субстратом. С развитием наземного органа дыхания тесно связана и перестройка системы кровообращения. Сердце земноводных состоит из двух вполне обособленных предсердий, общего желудочка и артериального конуса, от которого отходит общий ствол аорты, разделяющийся затем на три пары артериальных сосудов. Передние из них — сонные артерии — несут кровь к голове. Следующие за ними сосуды носят название системных дуг аорты. Правая и левая дуги аорты, отсылая каждая по мощной артерии к передним конечностям, соединяются ниже сердца в непарную спинную аорту. Последняя тянется вдоль позвоночника, отсылая от себя артерии к различным органам. От общего ствола аорты отходят также легочно-кожные артерии, несущие кровь к легким и коже. Венозная кровь от передних отделов тела собирается в парные передние полые вены, куда открываются также очень характерные для земноводных большие кожные вены, несущие артериальную кровь от кожи. Передние полые вены, как и непарная задняя полая вена, впадают в правое предсердие. В заднюю полую вену собирается кровь из задних отделов тела. Она принимает в себя и печеночную вену, собирающую кровь от кишечника. Наконец, в левое предсердие впадает общая легочная вена, образующаяся при слиянии парных легочных вен. Следовательно, в отличие от рыб, у земноводных возникает типичный для всех наземных позвоночных второй круг кровообращения, по которому кровь из сердца по легочным артериям поступает в легкие и возвращается в него по легочной вене. При одном круге кровообращения у рыб в сердце попадает только венозная кровь, а у наземных позвоночных и венозная и артериальная. В связи с этим возникает разделение сердца на два отдела: правый — венозный и левый — артериальный. У земноводных это разделение лишь частичное и выражается в существовании двух предсердий. Однако уже в правом предсердии кровь смешивается, так как верхние полые вены приносят в него не только венозную кровь, но и идущую по кожным венам артериальную. В желудочке к этой смешанной крови добавляется еще порция артериальной крови из левого предсердия. Разделение желудочка при таком кровообращении сделало бы бесцельным кожное дыхание, так как артериальная кровь из кожных вен поступала бы тогда только в легкие. Отсутствие перегородки в желудочке приобретает исключительно важную роль тогда, когда животное находится под водой и дышит только кожей. Не менее существенное преобразование в кровеносной системе земноводных состоит в том, что в связи с исчезновением жаберного дыхания артерии жаберных дуг изменяются и приобретают новую функцию. Как показывает эмбриональное развитие земноводных, их легочные артерии формируются за счет артерий четвертой жаберной дуги, артерия третьей жаберной дуги у взрослых бесхвостых земноводных исчезает, из второй — развиваются дуги аорты, а из первой — сонные артерии. Передние и задние кардинальные вены, свойственные рыбам, остаются еще у некоторых хвостатых земноводных, а у бесхвостых их целиком заменяют типичные для наземных позвоночных передняя и задняя полые вены.

С примитивностью органов дыхания земноводных теснейшим образом связаны и особенности строения их органов выделения. Голая, ничем не защищенная кожа земноводных не способна, как у других наземных позвоночных, противостоять поступлению в организм воды по законам осмотического давления. Подобно рыбам, они «пьют» непроизвольно, всей поверхностью тела. Избыток воды удаляется из организма органами выделения. Они представлены, как и у рыб, двумя туловищными (мезонефрическими) почками, каждая из которых состоит из клубочков и канальцев. В клубочках происходит фильтрация мочи из крови. По мере прохождения ее по канальцам часть веществ, в том числе и вода, всасывается обратно. Моча в окончательном виде из канальцев попадает в мочеточники (вольфовы каналы) и выделяется наружу. Отличительная особенность туловищной почки состоит в том, что клубочки здесь велики, а канальцы коротки. Такое строение почки приспособлено к выведению из организма большого количества воды. Следовательно, особенности строения легких определяют у земноводных своеобразие строения кожи, выполняющей роль важного дополнительного органа дыхания. Последнее, в свою очередь, определяет тип органов выделения, остающихся на уровне развития, свойственном рыбам. Однако избыточное поступление воды в организм не грозило бы земноводным, если бы они не собирались для размножения в водоемы. Иными словами, характер органов выделения находится в связи и с особенностями размножения. Температурные условия обитания в воде и на суше так же различны, как и условия влажности. Колебания температуры в воде в различные сезоны года не превышают 25—30°, а на суше они достигают 120°. При этом здесь очень велика не только сезонная, но и суточная амплитуда, доходящая, если учитывать температуру поверхности почвы, до 60°. В связи с громадным разнообразием температур в окружающей среде весьма важным приспособлением для наземных животных оказывается способность поддерживать температуру тела на постоянном уровне. Однако и в этом отношении земноводные характеризуются как примитивные обитатели суши, относящиеся, подобно рыбам, к хладнокровным (пойкилотермным) животным. Слабое развитие легких и снабжение клеток и тканей смешанной, недостаточно богатой кислородом кровью приводит к тому, что обмен веществ у земноводных находится на низком уровне и в теле продуцируется мало тепла. Кроме того, кожа земноводных, функционирующая как дополнительный орган дыхания, лишена защитных образований, способных удерживать тепло в теле. Постоянное испарение влаги через кожу в связи с ее дыхательной функцией значительно снижает температуру тела. При низкой влажности воздуха температура тела благодаря испарению с его поверхности может оказаться ниже температуры окружающей среды почти на 10°. Сохранение у земноводных хладнокровности есть следствие особенностей строения их органов дыхания и кровообращения, а также кожных покровов. Выход позвоночных в новую среду обитания сопровождался не только изменением влажности и температуры, т. е. изменением факторов неживой природы, но и изменением взаимоотношений с другими живыми организмами, прежде всего теми, которые служат пищей. Первые наземные позвоночные, видимо, имели достаточно корма, и стимул к дальнейшему прогрессивному развитию пищеварительного тракта, обеспечивающему максимальное переваривание и усвоение пищи, у них отсутствовал. Кроме того, при низком уровне окислительных процессов, непостоянной температуре тела и незначительной подвижности животного потребность в пище у земноводных невелика. Дифференциация пищеварительного тракта у этих животных осталась примерно на том же уровне, что и у их предков — рыб. Земноводные имеют общую ротоглоточную полость, короткий пищевод, переходящий в сравнительно слабо обособленный желудок. Желудок без резкой границы переходит в кишечник, в котором хорошо отграничена только задняя (прямая) кишка, открывающаяся в клоаку. Большая печень снабжена желчным пузырем; поджелудочная железа расположена, как всегда, в первой петле кишечника. Зубы всех современных земноводных, если они у них есть, имеют вид простых конусов, приращенных основанием к кости, а вершиной направленных назад. Все зубы однородны и служат лишь для удержания добычи, которая заглатывается целиком. Они очень малы, по мере снашивания выпадают и заменяются другими. Сидят зубы не только на челюстях, но и на сошниках. Присутствие сошниковых зубов характерно только для рыб и земноводных. В ротоглоточную полость у амфибий открываются отсутствующие у рыб слюнные железы, секрет которых смачивает ротовую полость и пищу, но не действует на последнюю химически. Появление слюнных желез типично для наземных позвоночных и служит приспособлением против иссушающего действия воздушной среды. По сравнению с рыбами у земноводных прогрессивно развивается язык и, обладая собственной мускулатурой, принимает участие в захватывании пищи. С выходом на сушу перестраиваются не только те системы органов, которые непосредственно обеспечивают обмен веществ в организме, но и органы чувств, и центральная нервная система. В водной среде меньше света, и сравнительно малая прозрачность воды не позволяет видеть далеко. В связи с этим рыбы близоруки. Воздушная среда не препятствует видимости, и земноводные приспособлены к рассматриванию предметов на более или менее далеком расстоянии. Эти приспособления выражены преимущественно в выпуклой форме роговицы и в форме хрусталика, имеющего вид двояковыпуклой линзы. Аккомодация у амфибий, так же как и у рыб, достигается лишь перемещением хрусталика, однако не при помощи серповидного отростка, а путем сокращения ресничной мышцы, характерной для наземных позвоночных. В связи с обитанием на суше у земноводных имеются подвижные веки, защищающие глаза от высыхания и засорения. Кроме внутреннего уха, имевшегося уже у рыб, у амфибий развито среднее ухо, представляющее собой видоизмененную полость брызгальца рыб, отграниченную от окружающей среды барабанной перепонкой. В этой полости помещается впервые появившаяся у позвоночных слуховая косточка — столбик, представляющая собой видоизмененную подвесочную кость. Одним концом столбик упирается в барабанную перепонку, другим — в истонченный участок перегородки, разделяющей среднее и внутреннее ухо. Столбик передает колебания барабанной перепонки внутреннему уху. Полость среднего уха соединяется с ротовой полостью посредством узкого канала — евстахиевой трубы оказывается сообщающейся с наружной средой, благодаря чему внутреннее и внешнее давление на барабанную перепонку уравновешивается. Это предохраняет перепонку от разрыва. Усложнение органов обоняния у земноводных выражается в изменении формы складчатости, увеличивающей обонятельную поверхность. У рыб и личинок земноводных эти складки мелкие и расположены радиально. У взрослых земноводных они крупнее и имеют вид более или менее закрученных горизонтальных выростов. Кроме того, у земноводных начинает обособляться часть обонятельного мешка, образующая самостоятельный отдел органа обоняния, характерный для наземных позвоночных — Якобсонов орган, по-видимому, служащий для обоняния пищи, находящейся во рту. Наконец, в стенках обонятельного органа земноводных, как и у всех наземных позвоночных, развиваются многочисленные железы, увлажняющие слизистую оболочку. Орган обоняния не только расположен вблизи ротовой полости, но и соединен с ней при помощи внутренних ноздрей, или хоан. Это включает орган обоняния в состав проводящих дыхательных путей. Весь воздух, используемый при дыхании, проходит через орган обоняния/ Акт вдоха служит земноводным и для восприятия запахов. Приспособление к обмену воздуха в органе обоняния, с одной стороны, ведет к усложнению пути воздуха к органу дыхания. С другой стороны, орган обоняния, приобретая новую функцию, начинает подразделяться на собственно обонятельную область, выстланную обонятельным эпителием, и дыхательную область, выстланную простым эпителием. Прогрессивное развитие всех органов чувств у земноводных в известной мере объясняется и тем, что органы боковой линии у них во взрослом состоянии, как правило, исчезают. Для водных обитателей органы боковой линии имеют главенствующее значение и до некоторой степени компенсируют функцию других органов чувств. Перестройка органов чувств, их усложнение и совершенствование, приводящее к более дифференцированной и тонкой ориентации в окружающей среде, связано с прогрессивными изменениями в головном мозге. Головной мозг земноводных отличается от мозга рыб главным образом большим развитием переднего мозга, который полностью разделен на два полушария. Развитие переднего мозга выражено также и в том, что он содержит большое число нервных клеток. Не только дно желудочков переднего мозга, но и их бока и крыша содержат нервное вещество, т. е. у земноводных появился уже первичный мозговой свод — архипаллиум. Однако серое вещество содержится еще только в глубинных слоях крыши и отсутствует на ее поверхности. Мозжечок у земноводных недоразвит в связи с малой подвижностью и однообразным характером движений этих животных.

Жизнь на суше меняет характер передвижения. Изменения эти связаны с тем, что в водной среде не требуется почти никаких усилий для поддержания тела, в то время как с выходом на сушу эти усилия возрастают, поскольку удельный вес тела увеличивается во много раз. Удельный вес рыбы, имеющей плавательный пузырь, равен единице. При выходе на сушу ее удельный вес оказывается во много раз больше удельного веса воздуха. Кроме того, условия передвижения на суше и в воде отличны, потому что земля не представляет собой сколько-нибудь ровной поверхности. Органами передвижения земноводных служат передние и задние конечности пятипалого типа, характерного для всех наземных позвоночных. Принципиальное отличие в строении наземных конечностей от строения плавников заключается в том, что они удлинены и расчленены на подвижно соединенные между собой отделы. Иными словами, скелет их устроен по принципу системы рычагов, и это уменьшает усилия, необходимые для поддержания и передвижения тела в пространстве. В связи с частными приспособлениями к тому или иному типу передвижения у разных представителей земноводных строение конечностей видоизменяется.

В связи с тем что у земноводных конечности несут значительно большую нагрузку, чем органы передвижения водных позвоночных, у них прогрессивно развиваются пояса конечностей, обеспечивающие им прочную опору, но не прикрепляющиеся, как у рыб, к черепу. Развитие плечевого пояса выражается в том, что увеличена ширина как спинной, так и брюшной его части. Тазовый пояс отличается главным образом сильным развитием спинного отдела, отсутствующего у рыб. Прочность тазового пояса значительно возрастает у земноводных также благодаря тому, что он прикрепляется к крестцовому позвонку, получая, таким образом, опору на осевом скелете. Строение конечностей, а также их поясов у земноводных менее совершенно, чем у других наземных позвоночных. Это выражено в том, что пояса конечностей у них не полностью окостеневают и плечевой пояс не имеет связи с осевым скелетом. Плечо и бедро у земноводных располагаются параллельно поверхности земли под прямым углом к продольной оси тела. В результате движения животного однообразны и передвигается оно медленно и неуклюже. Конечности земноводных еще относительно слабы и приподнимают тело над субстратом недостаточно высоко. Это в полной мере применимо к современным хвостатым и особенно к древним, вымершим формам. Изменения в строении осевого скелета, также в строении черепа связаны у земноводных с новым типом дыхания и передвижения, появляющимся у них при выходе на сушу, и с особенностями ориентации в окружающей среде. В дополнение к туловищному и хвостовому отделам позвоночника, свойственным рыбам, у амфибий появился шейный и крестцовый отделы, каждый из которых представлен всего лишь одним позвонком. Появление крестцового позвонка связано с прикреплением таза к осевому скелету, ставшему порой для задних конечностей. Наличие ого позвонка, подвижно сочлененного с черепом, обеспечивает поднимание. В опускание головы. Подвижность головы у амфибий приобрела особое значение в связи с тем, что в их жизни возросла роль органов чувств, расположенных в голове. Кроме того, приподнимание головы способствует выполнению дыхательных движений, а также открыванию рта. Важнейшие изменения в строении черепа в связи с выходом на сушу произошли в соответствии с изменением в системе органов дыхания. Прежде всего, вместе с исчезновением жабр редуцировались также жаберная крышка и жаберные дужки, которые частично превратились в подъязычный скелет, формирующийся и за счет нижнего элемента подъязычной дуги. Механизм жаберного дыхания у рыб связан не только с движениями жаберной крышки, но также и с движениями челюстной и подъязычной дуг. В связи с этим челюстная дуга должна обладать способностью не только к хватательным движениям — сверху вниз, но и к боковым, дыхательным движениям. Выпадение жаберного дыхания делает боковые движения челюстной дуги ненужными. С другой стороны, механизм легочного дыхания, осуществляемый при помощи опускания и поднимания дна ротовой полости, требует укрепления точек опоры мускулатуры, выполняющей эти движения. Иными словами, возникает необходимость укрепления верхнего отдела челюстной дуги. Это достигается тем, что у земноводных развилась сохраняющаяся у всех наземных позвоночных а у то стили я, т. е. нёбноквадратный хрящ срастается с осевым черепом и лежащие над ним небные и крыловидные кости входят в состав черепной коробки. Аутостилия есть результат изменения механизма дыхания при переходе от дыхания жабрами к дыханию легкими. Действие механизма дыхания у земноводных оказывается тем эффективнее, чем больше расстояние между задними концами ветвей нижней челюсти. Это достигается все более широким раздвижением квадратных костей, к которым причленяется нижняя челюсть. В конечном итоге весь череп приобрел свойственную земноводным широкую и плоскую форму. В связи с развитием аутостилии и утратой жаберной крышки подъязычно-челюстная (подвесочная) кость у амфибий утрачивает роль челюстного подвеска и роль опоры для жаберной крышки. Она уменьшилась в размерах, вышла из состава челюстного аппарата и превратилась в слуховую косточку — столбик. Таким образом, почти все характерные морфо-физиологические особенности земноводных прямо или косвенно, связаны с выходом их на сушу и служат приспособлением к новым условиям обитания.

Среди всех систем органов единственное исключение, если не считать почки составляют органы размножения, которых перестройка почти не коснулась. Формирование яиц у амфибий происходит в парных яичника, размеры которых, как у большинства других позвоночных, измечивы в зависимости от времени года: летом они малы, а к осени и особенно весной велики и переполнены круглыми яцами темного цвета. Созревшая яйцеклета, одетая тонкой оболочкой, выпадает из яичника в полость тела. Из полос тела она улавливается воронками яйцеводов. В качестве яйцеводов у земноводных, так же как у большинства рыб, функционируют мюллеровы каналы. Они представляют собой парные, сильно извит трубки, одним концом впадающие в клетку, а на другом несущие воронки, открывающиеся в полость тела. Воронки яйцеводов у лягушек прирастают к сердечной сумке, так что при сокращении сердца они попеременно сжимаются и распровляются, захватывая яйца из полости те; В яйцеводах яйца покрываются оболочками, слизистыми, сильно разбухающими, но не могущими в достаточной мере предохранить яйцо от высыхания. В этом отношении яйца земноводных не отличаются от икринок рыб. Развиваться вне воды, за некоторыми исключениями, они не могут. Органы размножения самцов представлены парой семенников. От них отходят многочисленные семявыносящие канальцы, которые, пройдя через почку, впадают в мочеточник. У амфибий, акуловых и двоякодышащих рыб строение органов размножения и выделения, так же как и характер их взаимосвязи, одинаково. Из яиц, обычно развивающихся в воде, у земноводных вылупляются личинки, вся организация которых приспособлена к жизни в воде. Наличие личиночной стадии расширяет возможности питания развивающегося организма, улучшает Снабжение его кислородом, создает возможность перемещения в наиболее благоприятные условия существования. Перед появлением на свет головастики бесхвостых амфибий уже имеют одноклеточные железы, выделяющие фермент, который растворяет оболочки. При помощи этого фермента и происходит освобождение животного из яйца. У только что вылупившегося головастика травяной или остромордой лягушки части тела еще едва обозначены. Голова отделена от туловища легким перехватом, а задний конец вытянут в коротенький вырост — хвост. Хвост окружен нешироким плавником, идущим вдоль спины личинки, весь скелет которой представлен лишь хордой. В это время личинки еще не способны активно передвигаться и большими гроздьями неподвижно висят на пустых оболочках яиц, из которых вышли, удерживаясь особым личиночным органом прилипания — подковообразной присоской. На ранней стадии развития личинка питается остаточным желтком, не использованным в яйце во время развития зародыша. На нижней поверхности головы такой личинки уже ясно обозначено ротовое впячивание, прилегающее к тонкостенной широкой глотке. Однако, в связи с тем что личинка еще активно не питается, сообщения между этими двумя отделами пищеварительной системы нет и ротовое отверстие отсутствует. Широкая глотка переходит в резко суживающийся пищевод, за которым следует короткий, не разделенный на отделы кишечник. Полость пищеварительной трубки заполнена желтком, и только на спинной стороне ее проходит узкий канал, загибающийся вниз, где кишка сообщается с внешней средой через заднепроходное отверстие. Раннее развитие анального отверстия связано с тем, что в задний отдел кишки открываются протоки выделительных органов, которые развиваются и функционируют у головастика очень рано. Органы выделения — парные округлые тела — заключены в спинном отделе стенки тела, непосредственно сзади околосердечной полости. Почки головастика — наиболее просто устроенные выделительные органы из всех известных у позвоночных животных. В зависимости от своего местоположения они носят название головных почек. Головные почки функционируют только у личинок.

Развитие. У только что вылупившегося головастика процесс дыхания по сравнению с таковым у зародыша, находящегося в яйце, значительно интенсивнее, так как незадолго до вылупления у зародышей появляются наружные жабры. Жабры образуются в виде двух пар небольших отростков по бокам головы. К моменту вылупления развивается третья пара наружных жабр. В дальнейшем они разделяются на целый ряд разрастающихся и ветвящихся жаберных лепестков. Наружные жабры, специальные личиночные органы дыхания, представляют собой видоизмененные внутренние жабры, разросшиеся из жаберной полости наружу. В отличие от внутренних жабр они постоянно омываются свежей водой и могут функционировать на очень ранних стадиях развития личинки, прежде чем появится механизм, нагнетающий воду к внутренним жабрам. Несмотря на то что на описываемой стадии функционируют только наружные жабры, у головастиков уже имеются органы дыхания, приходящие им на смену,—внутренние жабры. Жаберные мешки закладываются у зародыша на очень ранних стадиях развития. Они возникают как вертикальные кармановидные складки глотки, растущие кнаружи. В стенке глотки, лежащей между соседними жаберными мешками, развивается скелет жаберного аппарата — жаберные дужки. У только что вылупившегося головастика есть также и зачатки легких. В связи с тем, что на первой стадии развития личинки еще не отыскивают активно пищу и малоподвижны, органы чувств у них развиты слабо. На переднем конце головы есть парные ямки — органы обоняния, недоразвитые глаза и зачаток органа слуха в виде слуховых пузырьков, лежащих под кожей по бокам головы. Важнейшее значение в это время имеют органы боковой линии — небольшие сосочки эпидермиса, которые расположены рядами вдоль всего тела, вокруг глаз и на других частях головы. Они воспринимают колебания воды, исходящие различных окружающих головастиков предметов. Головной мозг этого крошечного животного, не достигающего 10 мм длины, основных чертах сформирован. Но от головного мозга взрослых форм он отличается почти полным отсутствием мозжечка и передних полушарий. Вместо полушарий мозга имеются только небольшиe парные зачатки их. Крупные изменения в жизни и строении головастика происходят через несколько дней после вылупления, когда он достигает 14 мм длины. В это время желток называется полностью израсходованным, личинок прорывается рот и начинают быстро расти зубы. Вскоре крошечный сравнению с ртом лягушки рот головастика оказывается окруженным выдающимися вперед бахромчатыми губами, которые образуют небольшой конический хоботок. Верхняя и нижняя губы в углах рта без заметного перерыва соединяется между собой. Нижняя губа длиннее, шиpe, мягче и подвижнее, чем верхняя, свободному краю ее идут в несколько рядов небольшие мясистые сосочки, выдающие, по видимому, осязательную функцию. Они скопляются преимущественно в углах рта. Перегородкой, отделяющей хоботок от ротовой полости, служит развивающийся к этому времени клюв. Он состоит из двух крепких роговых челюстей. По внутренней поверхности обеих губ образуются поперечные складки, на гребнях которых, так же как и по свободному краю губ, появляются небольшие черные роговые зубчики, ай из них — это одна видоизмененная эпителиальная клетка. Зубчик быстро изнашивается, и взамен немедленно возникает точно такой же. Для черепа головастика характерно раннее появление и крупная величина губных хрящей, раннее прикрепление хорошо развитой челюстной дужки к мозговой коробке, массивная подчелюстная дуга. Все эти особенности есть приспособление к укреплению скелета, поддерживающего роговые челюсти. Они связаны с развитием мускулатуры, двигающей челюсти. При метаморфозе они исчезают или существенно видоизменяются. Ротовой аппарат головастиков приспособлен к соскабливанию пищи с подводных предметов и водорослей. Он свойствен громадному большинству личинок бесхвостых амфибий, которые обычно питаются кормами, изобилующими в водоемах, сравнительно легко заменяя один другим. Часто образуя большие скопления, личинки иначе не могли бы найти для себя достаточного количества пищи. Начиная активно питаться, головастики поедают прежде всего лицевые оболочки, на которых они висели первые дни жизни. Кишечник головастиков не только относительно, но и абсолютно длиннее, чем у взрослых форм. В связи с питанием резко щелочными кормами у них, как и у карповых рыб, не развивается желудок, в котором протекает кислотная фаза пищеварения, требующая затраты большого количества энергии для нейтрализации щелочной пищи. Личинка, перешедшая к активному способу питания, начинает также и активно двигаться. По форме она уже отличается от только что вылупившейся. Тело ее становится более округлым, хвост удлиняется и расширяется за счет развития вокруг него плавника, превращаясь в сильный орган движения. Однако значительно развившийся хвостовой плавник служит не только для передвижения. В нем появляется мощная сеть капиллярных сосудов, и он становится дополнительным органом дыхания. Этим не ограничиваются изменения, происходящие с органами дыхания на стадии прорыва рта. Наружные жабры к этому времени достигают максимального развития. В то же время вступают в действие постепенно заменяющие их внутренние жабры. Начинается это с того, что жаберные мешки прорываются и образуются узкие вертикальные отверстия, ведущие из глотки наружу,— жаберные щели. Тотчас же после открытия жаберных щелей начинают развиваться внутренние жабры в виде рядов небольших сосочков по краю жаберной щели. Они быстро растут и ветвятся, образуя жаберные пучки. Раньше, чем откроется рот, возникают жаберные крышечки в виде складок кожи по бокам головы. Эти складки вскоре соединяются друг с другом на нижней поверхности головы. Вслед за открытием рта складки начинают быстро расти назад, как чехлом прикрывая жаберные щели. Задний край складки сливается со стенкой тела вдоль всей правой стороны, а с левой он остается свободным и вытягивается назад в виде короткой трубочки. Посредством последней заключенная под крышечками полость сообщается с внешней средой. После образования жаберных крышек, примерно на восьмой день, наружные жабры быстро исчезают, причем с левой стороны они сохраняются несколько дольше и нередко в течение некоторого времени высовываются из-под жаберной крышки наружу через имеющееся здесь отверстие. Исчезновение наружных жабр и замена их внутренними связаны, видимо, с переходом к подвижному образу жизни, при котором наружные жабры становятся более уязвимыми. Внутренние жабры, приходящие на смену наружным, имеют большую поверхность и полнее удовлетворяют требования организма в кислороде. Вскоре после прорыва рта заканчивается развитие жаберных сосудов и возникают капилляры во внутренних жабрах. Так заканчивается формирование личиночных органов, обеспечивающих головастику подвижность, максимум кислорода и возможность активного питания. Возрастающая подвижность животного и развитие мускулатуры сопровождаются развитием скелета. Вокруг хорды постепенно образуется позвоночник. Увеличивающаяся активность приводит и к некоторым усложнениям в строении органов чувств. Слуховой пузырек, например, делится на два отдела, и образуются полукружные каналы. Активное питание, движение, усиление окислительных процессов повышают обмен веществ, в связи с чем на данном этапе заканчивается формирование печени и головной почки, а также начинает закладываться выделительный орган, функционирующий во взрослом состоянии. Он возникает позади головной почки. Примерно на 20—26-й день, когда головастики достигают 24—26 мм длины, появляются одновременно передние и задние конечности. Задние конечности хорошо заметны сразу, а передние долгое время скрыты под жаберной крышкой. На стадии появления конечностей у головастика прорываются внутренние ноздри, уже есть гортанная щель, приятая надгортанником, гортань и парные тонкостенные сосудистые мешки — легкие, доходящие до заднего конца полости тела. Еще не скоро головастик выйдет на сушу и станет взрослой лягушкой, а система наземных органов дыхания у него уже развита. Важные изменения происходят и в органах кровообращения. В единственном сих пор предсердии появляется перегородка, делящая его на правую и левую части. Примерно к этому моменту заканчивают развитие и вступают в связь с легкими легочные вены. Формируется малый круг кровообращения. Приблизительно на 38-й день развития в конечностях образуются суставы. К концу второго месяца наряду с жабрами начинают функционировать легкие. Haсупает время метаморфоза. Нет сомнения, что головастик с первых дней своего существования находится в состоянии метаморфоза, с каждым днем приобретая все новые и новые особенности, характерные для взрослого животного, ведущего наземный образ жизни. Причем на каждом предыдущем этапе развиваются системы органов, начинающие функционировать на последующем. Однако метаморфозом обычно именуют те изменения, которые происходят в непосредственной связи с переменой среды обитания и приводят к потере личиночных органов. Метаморфические изменения происходят под воздействием гормонов щитовидной железы, которая к этому времени заканчивает свое формирование. Эти изменения касаются прежде всего органов пищеварения. Животное перестает питаться, и у него преобразуется кишечник. Затем на 50-й день освобождаются, прорывая жаберные крышки, передние конечности. Вслед за этим происходит исчезновение жабр, и весь поток венозной крови проходит теперь через легкие. Далее преобразуется ротовой аппарат. Глаза, которые до сих пор были малы и прикрыты тонкой кожей, становятся крупными и выпуклыми. Заканчивается формирование внутреннего и среднего уха, исчезают органы боковой линии. Окончательно развиваются большие полушария мозга. Заканчивается формирование и окостенение скелета, происходит половая дифференцировка, исчезает головная почка, изменяется строение кожи, постепенно рассасывается и исчезает хвост. Большое количество личиночных органов у головастиков бесхвостых земноводных приводит к тому, что в период метаморфоза происходят глубокие и многочисленные, быстро следующие друг за другом изменения строения животного. Такой тип метаморфоза получил название некробиотического. В период метаморфоза происходит резкое падение роста. Только что метаморфизировавшая сеголетка обычно по размерам значительно меньше головастика. Величина сеголеток тем больше, чем больше величина головастиков перед метаморфозом. Метаморфозом не заканчивается развитие организма. Дальнейший рост, окостенение скелета, развитие зубов и половых желез происходит уже после превращения головастика. Рост отличается значительной продолжительностью и не затормаживается после наступления половозрелости.

Развитие хвостатых земноводных значительно отличается от развития бесхвостых. Личинка обыкновенного тритона, покидающая яйцо на 14—20-й день после его откладки, находится на более поздней стадии развития, чем личинка лягушки. Это связано с большим запасом желтка в яйцах хвостатых. У личинки тритона отчетливо выражен хвост, окруженный плавником, имеются зачатки передних конечностей и перисто-разветвленные наружные жабры. Она лишена присоски, но по бокам головы у личинки расположены железистые выросты балансиры, быстро затем исчезающие. Только что вылупившаяся личинка малоподвижна, но вскоре начинает плавать при помощи хвоста и конечностей. Уже в день выклева у нее обозначена ротовая щель, а на второй день прорывается рот, полностью заканчивающий формирование на 11-й день. У двухдневной личинки вместе со ртом открываются и жаберные щели. Однако внутренние жабры, в отличие от таковых у бесхвостых, не развиваются, а наружные функционируют в течение всего личиночного периода жизни. Когда на передних конечностях обозначатся пальцы, начинается развитие задних конечностей; у обыкновенного три тона это происходит примерно на 20-й день личиночной жизни. И на передних, и на зад них конечностях пальцы закладываются и развиваются раньше на обращенной внутрь (радиальной) стороне. По-видимому, пальцы радиальной стороны для живущей в воде личинки функционально важнее, чем пальцы внешней (ульнальной) стороны. При передвижении личинки по дну водоема конечности вначале касаются дна только радиальной стороной. По характеру питания личинки хвостатых не отличаются от взрослых форм. Они тоже хищники, но нападают на более мелкие организмы. Хищничество среди молоди тритонов возможно потому, что личинки, выходящие из одиночных яиц, отложенных через большие промежутки времени на значительных пространствах, не образуют больших скоплений и могут быть обеспечены кормом. Длина кишечника у личинок хвостатых соответственно равна длине его у взрослых форм. В связи с хищничеством у молоди тритонов, в отличие от бесхвостых, крупные и хорошо развитые глаза рано становятся такими же, как у взрослых. В итоге развивающиеся тритоны имеют небольшое число личиночных органов. В связи с этим метаморфоз у них происходит постепенно, без коренной перестройки организации животного. Такой метаморфоз называют эволютивным. Прежде чем выйти на сушу, личинки переходят к легочному дыханию, теряют наружные жабры, у них зарастают жаберные щели и изменяется строение кожи. Этим и ограничивается их метаморфоз. Некоторым видам хвостатых земноводных присуща задержка в метаморфозе на большее или меньшее время. У других метаморфоз совсем не наступает, но развиваются органы размножения. Это явление получило название неотении, т. е. размножения личинок. Неотения известна у представителей почти всех семейств хвостатых земноводных. У тритонов в некоторые годы бывает много крупных личинок, у которых метаморфоз задержался на длительный период,— это частичная неотения. Наиболее широко известна неотения у американских амбистом, личинки которых называются аксолотлями. Эти личинки способны неопределенно долгое время не метаморфизировать и размножаться. Искусственно, путем воздействия гормона щитовидной железы, можно вызвать превращение аксолотля в амбистому. Неотения представляет большой теоретический интерес, так как указывает на возможность эволюционного развития не от взрослой стадии предков, а от личиночной. Вероятно, постоянножаберные хвостатые амфибии — это не что иное, как неотенические личинки, потерявшие способность к метаморфозу. Они произошли от разных групп хвостатых амфибий. Так, слепой тритон из пещер Техаса — личинка какого-то безлегочного тритона, амфиума — личинка неизвестной саламандры