

Тема: Земноводные

Задание 1. Определить систематическое положение изучаемого вида (работаем с фрагментом определителя)

Последовательно определить сначала отряд, потом семейство, и вид, к которым принадлежит данное животное.



Таблица для различения земноводных и пресмыкающихся

1(2). Кожа голая (без следов чешуи), когтей на пальцах нет

..... Класс Земноводные, Amphibia

2(1). Кожа покрыта роговыми чешуями, на пальцах хорошо развиты когти

..... Класс Пресмыкающиеся, Reptilia

Таблица для определения отрядов земноводных

1(2). Хвоста нет

..... Бесхвостые земноводные, Anura (Ecaudata)

2(1). Хвост есть..... См. 3.

3(4). Наибольшая ширина туловища укладывается в его длине (без хвоста) менее трех раз
..... Личинки Бесхвостых земноводных, Anura (Ecaudata).

4(3). Наибольшая ширина туловища укладывается в его длине (без хвоста) более трех раз
..... Хвостатые земноводные, Urodela (Caudata).

Отряд Бесхвостые земноводные,

Anura (Ecaudata)

Характеризуются коротким, широким телом. Хвоста во взрослом состоянии нет. Позади глаз хорошо заметны округлые барабанные перепонки. У ряда видов по бокам тела тянутся кожистые валики - спинно-боковые складки (см. рис. 42). Задние конечности длиннее передних; их относительная длина различна у разных видов.

Отряд делится на 10 семейств, из которых в фауне России представлено 5.

Таблица для определения семейств, родов и видов (по взрослым особям)

1(8). Зубов в верхней челюсти нет (пробовать иглой или пальцем)

..... Семейство Жабы, *Bufo*.....

У нас встречаются только виды рода *Bufo*.....См. 2.

2(5). На нижней поверхности третьего (считая с конца) сочленения IV (самого длинного) пальца задней конечности один бугорок (рис. 65, А, 1) См. 3.

3(4). Конец IV (наружного) пальца передней конечности заходит за первое (с конца) сочленение III пальца или доходит до него.....

..... Зеленая жаба, *Bufo viridis* Laur.

Сверху серовато-зеленая или зеленовато-серая, иногда с темными пятнами. Вся Европа (включая Крым и Кавказ), Казахстан, республики Средней Азии. Проникает даже в пустыни.

4(3). Конец IV (наружного) пальца передней конечности обычно далеко не доходит до первого (с конца) сочленения III пальца.....

..... Монгольская жаба, *Bufo raddei* Strauch.

Сверху серовато-зеленая или темно-бурая, обычно с крупными темными пятнами. Корейский полуостров, Северный Китай, МНР, Южное Прибайкалье и южная часть Приморья.

5(2). На нижней поверхности третьего (считая с конца) сочленения IV (самого длинного) пальца задней конечности два бугорка (рис. 65, Б, 2) См. 6.

6(7). Внутренний край предплюсны с продольной кожистой складкой (рис. 65, А, 3).....

..... Камышовая жаба, *Bufo calamita* Laur.

Сверху серо-оливковая с темными пятнами и светлой продольной полоской вдоль спины. Западная Европа. Западные районы Украины и Беларуси, стран Балтии.

7(6). Внутренний край предплюсны без продольной кожистой складки (рис. 65, Б)

..... Обыкновенная жаба, *Bufo bufo* L.

Сверху грязно-бурая, коричневатая или зеленовато-серая, одноцветная или с неясными темными пятнами. Северная Африка, Европа (на север почти до Белого моря), южные районы Сибири и Дальнего Востока, Корейский полуостров, Китай, Япония.

8(1). По краям верхних челюстей есть мелкие, плохо заметные зубы См. 9.

9(12). Концы пальцев расширены в диски (рис. 66).....

..... Семейство Квакши, *Hylidae*..... См. 10.

10(11). Длина голени, отложенная от отверстия клоаки по спине 2 раза, доходит до линии, соединяющей ноздри или передние края глаз. Если темная боковая полоска не образует петли вверх в области паха, то под глазом нет

темного пятна.....

..... Обыкновенная квакша, *Hyla arborea* L.

Сверху однотонно-зеленая, серая, желтоватая или бурая; по бокам тела темная полоска, образующая в паху направленную вверх петлю. Окраска у одного и того же экземпляра может довольно быстро меняться. Страны, примыкающие к Средиземному морю, Малая Азия, юго-запад СНГ (включая Крым и Кавказ). Большую часть жизни проводит в ветвях деревьев и кустарников.

11(10). Дважды отложенная по спине (от отверстия клоаки) длина голени доходит лишь до линии, соединяющей задние края глаз; если заходит и дальше, то темная полоска на боку тела не образует петли вверх в области паха;

часто под глазом есть темное пятно.....

..... Дальневосточная квакша, *Hyla japonica* Grunth.

Сверху травянистого цвета, иногда с темными пятнами, на боках неясная темная полоска без паховой петли. Япония, Корейский полуостров, Дальний Восток и на запад до южного Прибайкалья.

12(9). Концы пальцев не расширены в диски..... См. 13.

13(18). Задний край языка без вырезки..... См. 14.

14(17). Внутренний пяточный бугор развит слабо

..... Семейство К р у г л о я з ы ч н ы е , Discoglossidae

.....См. 15.

15(16). Длина голени меньше длины стопы; концы пальцев (если смотреть сверху) такие же темные, как и все пальцы

(рис. 67, Б).....

..... К р а с н о б р ю х а я ж е р л я н к а , *Bombinabombina* L.

Сверху от светло-серого до темно-бурого цвета с неясными темными пятнами; брюхо красное или оранжевое с черными пятнами. Обычно в Центральной и Восточной Европе (местами расселяется до 59° с. ш.).

16(15). Длина голени равна или несколько превышает длину

ступни; концы пальцев сверху светлые (рис. 67, А).....

..... Д а л ь н е в о с т о ч н а я ж е р л я н к а , *Bombina orientalis* Boul.

Сверху разных оттенков серого цвета с темными пятнышками. Брюхо оранжевое или красное с черными пятнами. Северный Китай, Корейский полуостров и Дальний Восток.

17(14). Внутренний пяточный бугор хорошо развит и имеет вид

роговой лопатки

..... Семейство Ч е с н о ч н и ц ы , Pelobatidae.

В России один вид - о б ы к н о в е н н а я ч е с н о ч н и ц а , *Pelobates fuscus* Laur. Лоб между глазами выпуклый. Сверху светло-серая или буроватая с мелкими и крупными бурыми или черными пятнами. Европа, на восток до Аральского моря.

18(13). Задний край языка с хорошо выраженной вырезкой (см. рис. 44)

..... Семейство Л я г у ш к и , Ranidae.

В странах СНГ один род - **Rana**.....(далее определяем вид).....См. 19.

19(28). От глаза через барабанную перепонку к плечу идет темное, суживающееся назад височное пятно (рис. 68, А, 2); у самцов резонаторы скрыты под кожей

.....См. 20.

20(21). Внутренний пяточный бугор высокий, сжатый с боков; в длине внутреннего пальца задней конечности он содержится 1,2-2,1 раза. Брюхо всегда одноцветное, белое

..... О с т р о м о р д а я л я г у ш к а , *Rana arvalis* Nilsson.

Сверху коричневатая, с большим числом мелких и крупных темных пятен. Европа, средняя полоса европейской части России и Западная Сибирь.

21(20). Внутренний пяточный бугор низкий, округлый, в длине внутреннего пальца задней конечности укладывается 1,9-4,5 раза. Брюхо пятнистое или однотонное

См. 22.

22(25). Морда округлая или тупая: расстояние от конца морды до переднего края глаза обычно равно промежутку между темными полосками у переднего края глаз

.....См. 23.

23(24). Брюхо пятнистое (редко однотонное). Длина голени укладывается в длине тела (от клоаки до конца морды) 1,8-2,3 раза

..... Т р а в я н а я л я г у ш к а , *Rana temporaria* L. **!!!(дошли до цели)**

Сверху разных оттенков коричневатого-бурого цвета с большим числом мелких и крупных темных пятен. Снизу обычно беловатая или желтоватая с темными размытыми пятнами. Европа вплоть до Урала и южные районы Дальнего Востока (включая Сахалин).

24(23). Брюхо однотонное, при жизни розоватое, длина голени укладывается в длине тела 1,6-1,8 раза

..... М а л о а з и а т с к а я л я г у ш к а , *Rana macrocnemis* Boul.

Сверху светло-бурая с темными пятнами. Малая Азия, Черноморское побережье Кавказа, Предкавказье.

25(22). Морда несколько заостренная: расстояние от конца морды до переднего края глаза обычно больше промежутка между темными полосками у переднего края глазаСм. 26.

26(27). Брюхо однотонное, при жизни розовое или красноватое
..... Закавказская лягушка, *Rana camerani* Boul.

Сверху светло-бурая с темными пятнами и часто со светлой полосой вдоль середины спины. Азербайджан, Армения, Западная Грузия; видимо, Южный Дагестан.

27(26). Брюхо пятнистое; при жизни в красных пятнах (у фиксированных - грязно-белое с темными пятнышками)....

..... Сибирская лягушка, *Rana amurensis* Boul.

Сверху желтовато-бурая с темными пятнами, обычно ограничивающими светлую полосу вдоль середины спины. Вся Сибирь от Урала до Сахалина, Северо-Восточный Китай.

28(19). Височного пятна нет (рис. 68, Б), у самцов есть наружные резонаторы, видимые как складки кожи в углах рта (рис. 68, Б, З)..... См. 29.

29(30). Внутренний пяточный бугор высокий: укладывается в длине внутреннего пальца задней конечности 1-3 раза. Резонаторы белые

..... Прудовая лягушка, *Rana lessonae*

Camerano (ранее *R. esculenta* L; сейчас этот вид считается гибридным - между прудовой и озерной лягушками). Сверху зеленая или оливково-коричневая с большим или меньшим числом темных пятен. Европейская часть России от Прибалтики до Волги.

30(29). Внутренний пяточный бугор низкий: укладывается в длине внутреннего пальца задней ноги 2-4,5 раза. Резонаторы серые или почти черные ..

..... Озерная лягушка, *Rana ridibunda* Pall.

Сверху от зеленого до темно-коричневого с черными или темно-зелеными пятнами. Населяет Среднюю Европу и Малую Азию; страны Балтии и СНГ до республик Средней Азии включительно.

Рисунки к этому фрагменту определителя:

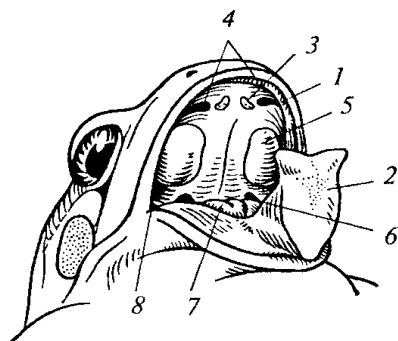


Рис. 44. 2-язык, на заднем крае видим вырезку (у земноводных прикрепление языка иное, свободный задний край, а не передний, и задний край выбрасывается из ротовой полости при ловле добычи).

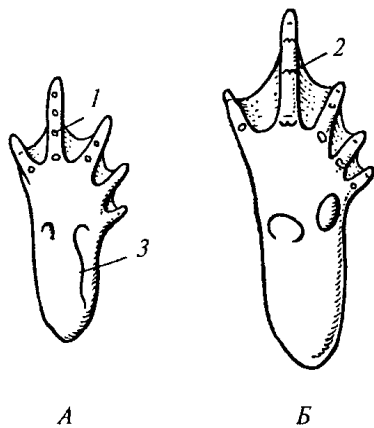


Рис. 65. Задняя лапка снизу — зеленой (А) и обыкновенной (Б) жаб:

1 — на третьем сочленении IV пальца один бугорок; 2 — на третьем сочленении IV пальца два бугорка; 3 — продольная кожная складка предплюсны

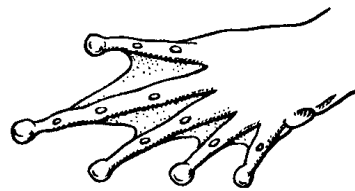


Рис. 66. Задняя лапка квакши (концы пальцев расширены в диски)

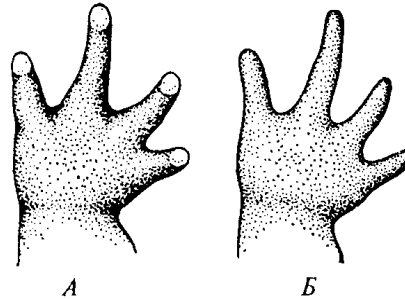


Рис. 67. Передние лапы жерлянок:

А — дальневосточной; Б — краснобрюхой

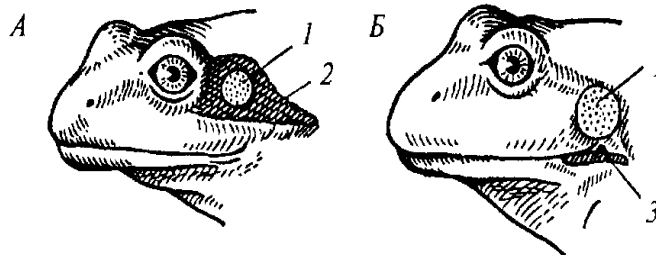


Рис. 68. Голова травяной (А) и озерной (Б) лягушек:

1 — барабанная перепонка; 2 — височное пятно; 3 — местоположение наружного резонатора

Систематическое положение изучаемого объекта:

Подтип: Позвоночные, Vertebrata
 Класс: Земноводные, Amphibia
 Отряд: Бесхвостые, Anura (Ecaudata)
 Семейство: Лягушки, Ranidae.
 Род: *Rana*
 Вид: травяная лягушка, *Rana temporaria* L.

Задание 2. Познакомиться с особенностями внешнего и внутреннего строения лягушки

Внешний вид

Тело лягушки подразделяется на голову, туловище, передние и более длинные задние конечности (приспособление к движению прыжками). Шея внешне не выражена (рис. 42). Передняя конечность состоит из плеча, предплечья и кисти, оканчивающейся 4 пальцами, задняя - из бедра, голени и стопы с 5 длинными пальцами, соединенными тонкой кожистой складкой - плавательной перепонкой (приспособление к плаванию). У основания первого (внутреннего) пальца передней конечности самца имеется вздутие - брачная мозоль, помогающая удерживать самку при спаривании.

По бокам широкой уплощенной головы располагаются крупные выпуклые глаза, снабженные малоподвижными верхними и хорошо подвижными нижними веками (посмотреть движение век на живой лягушке; на мертвой пинцетом открыть и закрыть веки). Ближе к концу морды располагаются парные наружные носовые отверстия - ноздри (рис. 42, 1). Позади глаз, над углом рта расположен округлый участок кожи, натянутый на хрящевом кольце; это барабанная перепонка (рис. 42, 2), закрывающая вход в полость среднего уха. Изнутри к центру барабанной перепонки прикрепляется слуховая косточка - стремечко.

В углах рта у самцов зеленых лягушек (прудовой, *Rana esculenta* L., и озерной, *R. ridibunda* Pall.) расположены тонкие складочки кожи - голосовые мешки, или резонаторы (рис. 42, 3), надувающиеся при кваканьи (если надавить пальцем на бока тела живого самца позади передних конечностей, то резонаторы надутятся в виде тонкостенных шарообразных пузырей).

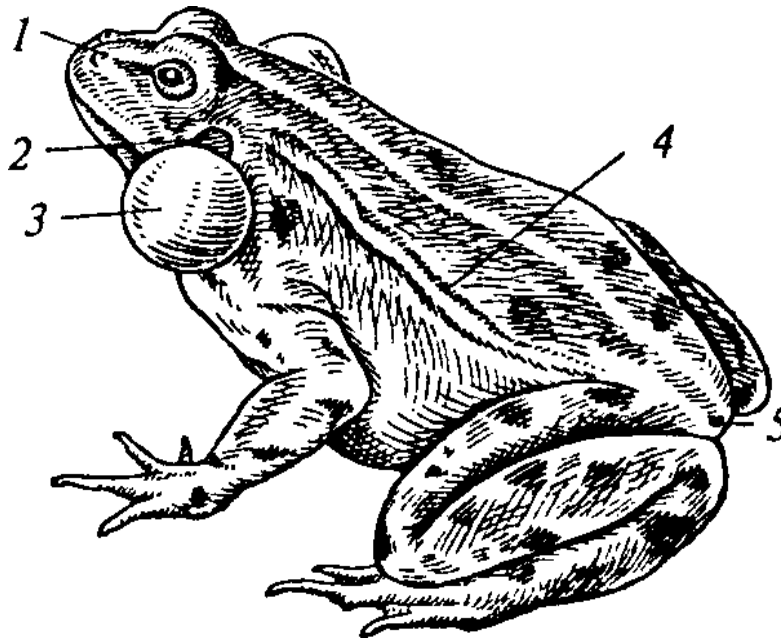


Рис. 42. Внешний вид самца прудовой лягушки: 1 - ноздря; 2- барабанная перепонка; 3- резонатор; 4- спинно-боковая складка; 5 - отверстие клоаки

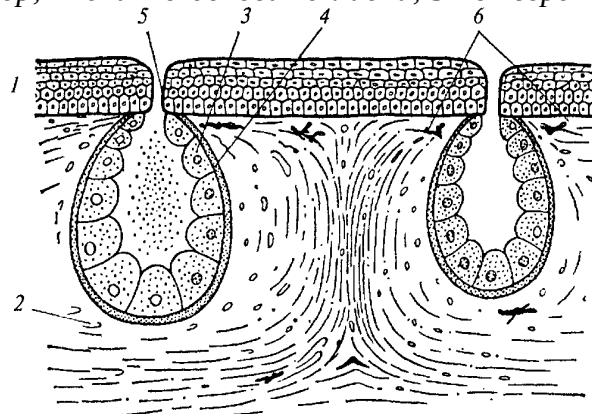


Рис. 43. Схема строения кожи лягушки (разрез):

1- эпидермис; 2 - кориум; 3 - секреторные клетки кожной железы; 4- мускульный покров железы; 5- выводной проток кожной железы; 6- пигментные клетки

У самцов бурых лягушек (в том числе у травяной, *R. temporaria* L.) небольшие резонаторы скрыты под кожей; при кваканьи они, раздуваясь, приподнимают кожу ниже углов рта.

По бокам тела у лягушек рода *Rana* расположены продольные утолщения кожи - спинно-боковые складки (рис. 42, 4). Сверху у конца туловища видно отверстие клоаки (рис. 42, 5).

Брюшная сторона тела лягушек светлая, спинная - более темная, защитной окраски. У бурых лягушек от глаза назад через барабанную перепонку проходит черная полоса, маскирующая глаз. Мягкая, тонкая, богатая слизистыми железами кожа лишена чешуи и очень подвижна (легко оттягивается от туловища) благодаря большим подкожным лимфатическим полостям, расположенным практически по всему телу.

Под многослойным эпидермисом (рис. 43) лежит кориум - волокнистый соединительнотканый слой кожи, в котором разбросаны пигментные клетки и хорошо выражена густая сеть кровеносных сосудов, обеспечивающая кожное дыхание. Многоклеточные железы развиваются из эпидермиса и погружаются в толщу кориума. Они имеют вид пузырьков, стенки которых образованы одним слоем железистых клеток, снаружи покрытых гладкими мускульными клетками. Секрет накапливается в просвете железы и через узкий проток вытекает на поверхность кожи. Секрет кожных желез земноводных препятствует подсыханию кожи, затрудняет проникновение бактерий и паразитов. У ряда видов едкий секрет некоторых кожных желез служит защитой от хищников.

В отличие от рыб у земноводных сильно редуцируется метамерная мускулатура; от нее сохраняются лишь относительно слабо развитые порции мышц вдоль позвоночника и на брюхе - прямая мышца живота. В основном же мускульная система устроена по принципу порционной мускулатуры - сильно дифференцированные порции мышц выполняют различные, узкоспециализированные функции. Такой тип строения мускулатуры наилучшим образом отвечает задаче совершения сложных движений в условиях наземной среды.

Строение ротовой полости

Разрезать ножницами суставы в углах рта, широко раскрыть ротовую полость и рассмотреть ее строение. Прежде всего, обращают на себя внимание размеры ротовой полости и широкий разрез рта; эти особенности облегчают захватывание добычи и важны для дыхания.

Мелкие однородные зубы (рис. 44, 1) прирастают к внутренней боковой поверхности верхней челюсти; на нижней челюсти зубов нет. Мускулистый, липкий, раздвоенный на свободном конце язык (рис. 44, 2) прикрепляется своим передним концом к переднему концу нижней челюсти и может выбрасываться изо рта при ловле добычи. На нёбе (крыша ротовой полости) хорошо видны небольшие косточки - сошники (vomere; рис. 44, 3) - с сидящими на них мелкими сошниковыми зубами. Спереди от сошников расположены парные отверстия внутренних ноздрей, или хоан (choanae; рис. 44, 4).

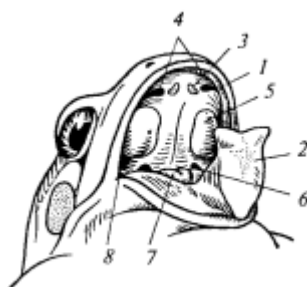


Рис. 44. Ротовая полость лягушки:

1- зубы; 2- язык; 3- сошник с сошниковыми зубами; 4- хоаны; 5- просвечивающее глазное яблоко; 6- отверстие евстахиевой трубы; 7- гортань; 8- отверстие резонатора

Введя в них конец иглы, убедитесь, что они сообщаются с наружными носовыми отверстиями. Небольшими вздутыми на нёбе отмечено положение расположенных выше глазных яблок (рис. 44, 5); при сокращении глазных мышц глаза могут вдаваться в ротовую полость, помогая проталкиванию пищи в пищевод. Слегка надавливая на глаза сверху, посмотрите, насколько глубоко они могут вдавливаются в ротовую полость. В глубине ротовой полости, вблизи челюстных суставов, расположены отверстия слуховых, или евстахиевых, труб (*tuba auditiva*; рис. 44, 6). Каждая ведет в полость среднего уха, развившуюся из полости брызгальца рыбообразных предков. Игла, введенная в отверстие слуховой трубы, выходит наружу через барабанную перепонку. Таким образом, слуховая труба - это остаток висцеральной щели между челюстной и подъязычной дугами.

В развилке между задними кончиками языка на дне ротовой полости видно небольшое возвышение - гортань (*larynx*; рис. 44, 7) - с продольной щелью между парными черпаловидными хрящами. Через гортанную щель воздух попадает в легкие. На дне ротовой полости около углов рта у самцов есть небольшие отверстия (рис. 44, 8), ведущие в резонаторы. За гортанной щелью ротовая полость незаметно переходит в широкий пищевод.

Вскрытие

1. Расправить конечности лягушки, положить ее на спину в ванночку, оттянуть пинцетом кожу в нижней части брюха и надрезать ее ножницами (рис. 45).

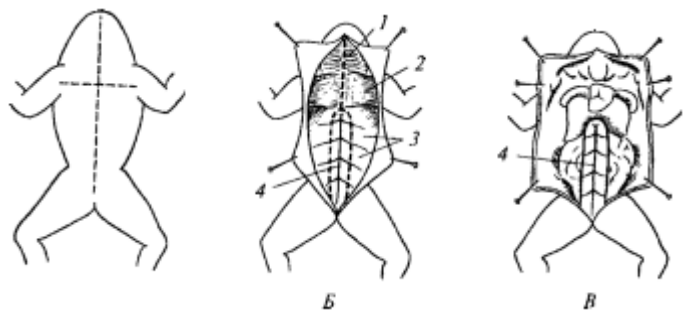


Рис.45. Последовательность проведения вскрытия лягушки: А - разрезать кожу; Б- разрезать стенку тела; В - отвернуть стенки тела: 1 - межчелюстные мышцы; 2- мышцы плечевого пояса; 3- мышцы брюшной стенки; 4- брюшная вена; пунктир - линии разрезов

2. Ввести в разрез тупую ветвь ножниц и, оттягивая все время кожу кверху, чтобы не повредить нижележащие мышцы, сделать разрез от заднего конца тела до ротового отверстия.

3. В области передних конечностей сделать поперечные разрезы кожи (рис. 45, А). Кожные лоскуты отвернуть в сторону и заколоть булавками (рис. 45, Б); булавки вкалывать в воск косо. При отворачивании кожи обратить внимание, что она приросла к нижележащим мышцам лишь в немногих участках; все остальное пространство занято полостями подкожных лимфатических лакун.

Между ветвями нижней челюсти видно широкую межчелюстную мышцу (рис. 45, Б, 1), играющую важную роль в механизме дыхания. Дальше назад расположены комплексы мышц плечевого пояса (рис. 45, Б, 2), укрепляющих его и обеспечивающих движение конечностей. Хорошо видна имеющая метамерное строение мускулатура живота (рис. 45, Б, J); только здесь, как и в мышцах позвоночного столба, у бесхвостых земноводных еще сохраняется метамерность мускулатуры. По средней линии живота просвечивает темная полоска - брюшная вена (рис. 45, Б, 4) и впадающие в нее вены брюшной стенки.

4. Оттянуть кверху пинцетом мышечную стенку задней части живота, прорезать ее и, введя в разрез тупую ветвь ножниц и все время приподнимая ею мышечную стенку (чтобы не повредить внутренние органы), провести разрез вперед, в 3-4 мм сбоку от брюшной вены (рис. 45, Б), вплоть до начала ротовой полости. Особенно осторожно перерезается пояс

передних конечностей, под которым лежит сердце с отходящими от него сосудами. Второй разрез провести, как показано на рис. 45, Б, таким же образом, но с другой стороны от брюшной вены.

5. Пинцетом осторожно отвести мышечные стенки в стороны (при необходимости подрезая ножницами тонкие пленки, идущие к внутренним органам) и заколоть их булавками (рис. 45, В) брюшная вена остается на месте в лентовидном мышечном лоскуте.

При сильном кровотечении (его можно избежать, если тщательно выполнять указания по методике вскрытия) тампонами из комочков гигроскопической ваты остановить кровь и удалить ее (ни в коем случае не промывать препарат водой!).

Общая топография внутренних органов

Кровеносная система. В верхней части препарата, между легкими и печенью в перикардиальной полости (cavum pericardiale), образованной тонкой пленкой - околосердечной сумкой (pericardium), лежит сердце (cor; рис. 46, 47, 48); иногда при вскрытии оно еще продолжает медленно сокращаться.

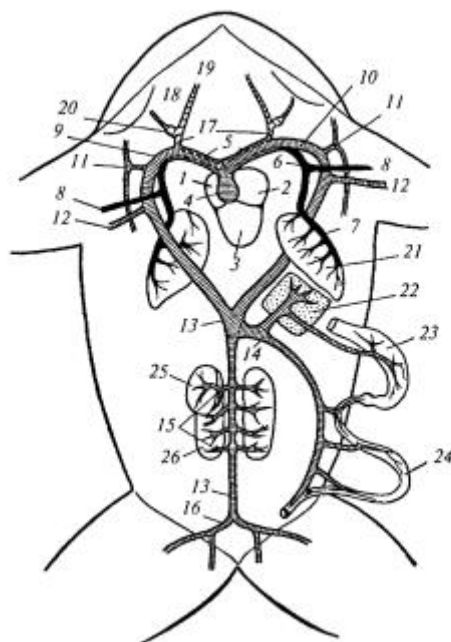


Рис. 46. Артериальная система лягушки. Артериальная кровь показана редкой штриховкой; смешанная - густой штриховкой; венозная - черным цветом:

1 - правое предсердие; 2 - левое предсердие; 3 - желудочек; 4 - артериальный конус; 5- общий артериальный ствол; 6 - кожно-легочная артерия; 7- легочная артерия; 8 - большая кожная артерия; 9 - правая дуга аорты; 10 - левая дуга аорты; 11 - затылочно-позвоночная артерия; 12 - подключичная артерия; 13 - спинная аорта; 14 - кишечно-брыжеечная артерия; 15 - мочеполовые артерии; 16- общая подвздошная артерия; 17 - общая сонная артерия; 18 - внутренняя сонная артерия; 19 - наружная сонная артерия; 20 - сонная «железа»; 21 - легкое; 22 - печень; 23 - желудок; 24 - кишечник; 25 - семенник; 26 – почка

Оттянуть на вершине сердца пинцетом тоненькую бесцветную пленку околосердечной сумки и осторожно, не повреждая сердце, прорезать ее ножницами - сердце выскользнет из сумки. Не вскрывая сердца, приподнять пинцетом его направленную назад вершину; под ним видна темная, тонкостенная, не имеющая отчетливых границ венозная пазуха (sinus venosus), образованная слиянием трех крупных вен - двух передних полых и задней полой. В верхней части сердца лежат полностью отделенные друг от друга более крупное правое предсердие (atrium dextrum; рис. 46, 7; рис. 47, 2; рис. 48, 1; в него открывается венозная пазуха) и левое

предсердие (atrium sinistrum; рис. 46, 2; рис. 47, 3 - на препарате справа; в него впадают легочные вены).

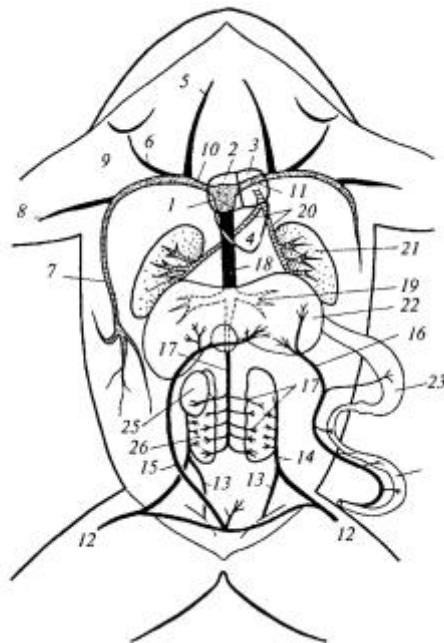


Рис. 47. Венозная система лягушки. Венозная кровь показана черным цветом; артериальная - штриховкой; смешанная - точками:

1 - венозная пазуха; 2 - правое предсердие; 3 - левое предсердие; 4 - желудочек; 5 - наружная яремная вена; 6 - внутренняя яремная вена; 7 - большая кожная вена; 8 - плечевая вена; 9 - подключичная вена; 10 - правая передняя полая вена; 11 - левая передняя полая вена; 12 - бедренная вена; 13 - седалищная вена; 14 - общая подвздошная вена, или воротная вена почки; 15 - брюшная вена; 16 - воротная вена печени; 17 - выносящие почечные вены; 18 - задняя полая вена; 19 - печеночная вена; 20 - легочная вена; 21 - легкое; 22 - печень; 23 - желудок; 24 - кишечник; 25 - семенник; 26 - почка

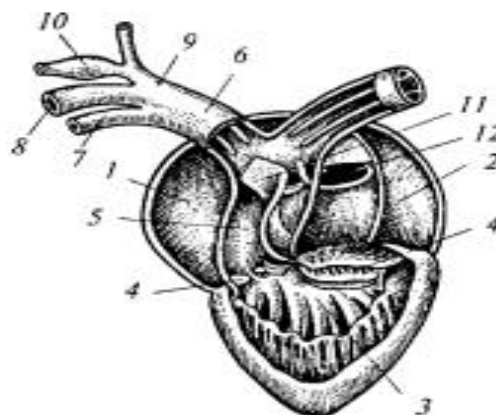


Рис.48. Схема вскрытого сердца лягушки:

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; 12 - выход из венозной пазухи в правое предсердие

Внешне граница между предсердиями выражена очень слабо. Видна задняя, розоватого цвета конусовидная, наиболее мускулистая часть сердца - желудочек (*ventriculus*; рис. 46, 3; рис. 47, 4, рис. 48, 3); с ним общим отверстием сообщаются оба предсердия. Специальные клапаны (рис. 48, 4) этого отверстия делают возможным ток крови только в одном направлении - из предсердий в желудочек.

От правой стороны желудочка отходит артериальный конус (*conus arteriosus*; рис. 46, 4; рис. 48, 5). Таким образом, сердце земноводных трехкамерное (два предсердия и один желудочек), но состоит из пяти отделов: венозной пазухи, двух предсердий, желудочка и артериального конуса. Артериальный конус дает три пары артериальных дуг. Каждая дуга отходит от артериального конуса самостоятельным отверстием. Все три дуги левой и соответственно правой стороны идут сначала вместе общим артериальным стволом (*truncus arteriosus*; рис. 46, 5; рис. 48, 6), окруженные общей оболочкой, так что создается впечатление о делении артериального конуса лишь на два крупных ствола. Однако если приподнять этот ствол иглой, отчетливо видно, что он состоит из отдельных, но лежащих рядом сосудов.

Эти сосуды (в порядке их отхождения от артериального конуса) следующие:

1. Первыми от спинного отдела артериального конуса отходят парные (правая и левая) кожно-легочные артерии (*arteria pulmocutanea*; рис. 46, б; рис. 48, 7) - гомологи IV пары жаберных артериальных дуг рыб. Очень скоро каждая кожно-легочная артерия распадается на легочную артерию (*arteria pulmonalis*; рис. 46, 7), проходящую по краю легкого до его вершины, и большую кожную артерию (*arteria cutanea magna*; рис. 46, 8), ветвящуюся в коже спинной поверхности тела¹.

2. Сразу за кожно-легочными артериями, но от брюшного отдела артериального конуса отходят парные дуги аорты (*arcus aortae*; рис. 46, 9, 10, рис. 48, 8). Они гомологичны II паре жаберных артериальных дуг. Загибаясь вверх (к спинной поверхности тела) и в стороны, каждая из дуг аорты отдает затылочно-позвоночную (*arteria occipitovertebralis*; рис. 46, 11) артерию и подключичную (*arteria subclavia*; рис. 46, 12), снабжающую кровью переднюю конечность. Затем дуги аорты сливаются друг с другом под позвоночным столбом (на уровне задней части желудка) в непарную спинную аорту (*aorta dorsalis*; рис. 46, 13). От спинной аорты отходит мощная кишечно-брыжеечная артерия (*arteria coeliacomesenterica*; рис. 46, 14); она проходит по складкам брыжейки и несет кровь к желудку, кишечнику, печени и селезенке. Идущая назад спинная аорта отдает несколько тонких артерий к почкам и половым органам. На уровне задних концов почек спинная аорта распадается на две общие подвздошные артерии (*arteria iliaca communis*; рис. 46, 16), разветвления которых снабжают кровью заднюю часть туловища и задние конечности.

3. Сонные дуги (*arteria carotis*), снабжающие кровью голову, отходят вслед за дугами аорты также от брюшной части артериального конуса в виде общих сонных артерий (*arteria carotis communis*; рис. 46, 17; рис. 48, 9). Почти сразу после отхождения от общего артериального ствола каждая сонная дуга распадается на наружную сонную (*arteria carotis externa*; рис. 46, 19) и внутреннюю сонную (*arteria carotis interna*; рис. 46, 18) артерии. В месте их разделения на основании внутренней артерии лежит сонная, или каротидная, «железа» (*glandula carotis*; рис. 46, 20, рис. 48, 10), видимо, регулирующая давление крови в сонных артериях.

Венозная кровь из головы идет по наружной и внутренней яремным венам (*vena jugularis externa et vena jugularis interna*; рис. 47, J, б). Окислившаяся в коже артериальная кровь течет по мощной большой кожной вене (*vena cutanea magna*; рис. 47, 7), в которую впадает несущая из передней конечности венозную кровь плечевая вена (*vena brachialis*; рис. 47, 8). Кожная и плечевая вены сливаются в подключичную вену (*vena subclavia*; рис. 47, 9). Подключичная вена каждой стороны сливается с наружной и внутренней яремными венами, образуя правую (*vena cava anterior dextra*; рис. 47, 10) и левую (*vena cava anterior sinistra*; рис. 47, 11) передние полые вены. Обе передние полые вены, несущие венозную кровь с примесью артериальной (поступает по большой кожной вене), впадают в венозную пазуху.

Из задних конечностей и тазовой области венозная кровь идет по нескольким венам. Наиболее крупные из них - бедренная (*vena femoralis*; рис. 47, 12) и седалищная (*vena ischiadica*; рис. 47, 13) вены, которые с каждой стороны сливаются вместе, образуя парные общие подвздошные вены, или воротные вены почек (*vena portae renalis*; рис. 47, 14), идущие в почки и распадающиеся там на сеть капилляров (воротная система почек).

От правой и левой бедренных вен отходят сосуды, которые сливаются друг с другом в брюшную вену (*vena abdominalis*; рис. 47, 15). Она проходит по брюшной стенке тела, собирая кровь от мочевого пузыря и мышц, около заднего конца грудины погружается в брюшную полость и уходит в печень, где распадается на капилляры. Венозная кровь от всех отделов кишечника, желудка и пищевода по системе вен собирается в крупную воротную вену печени (*vena portae hepatis*; рис. 47, 16), уходящую в печень и распадающуюся там на капилляры. Таким образом, у земноводных воротную систему печени образуют две вены: собственно воротная вена печени и брюшная вена.

Венозная кровь, пройдя по капиллярам почек, собирается в несколько выносящих почечных вен (*vena renalis revehens*; рис. 47, 17), которые сливаются в непарную заднюю полую вену (*vena cava posterior*; рис. 47, 18) в нее же впадают вены, несущие кровь от половых желез. Задняя полая вена вскоре входит в центральную часть печени и пронизывает ее (кровь из нее в печень не попадает!). У выхода из печени задняя полая вена принимает две короткие печеночные вены (*vena hepatica*; рис. 47, 19), собирающие кровь от всех участков печени и впадает в венозную пазуху.

Артериальная кровь от легких идет по легочным венам (*vena pulmonalis*; рис. 47, 20), которые сливаются вместе и впадают в левое предсердие. Место их слияния прикрыто левой передней полой веной.

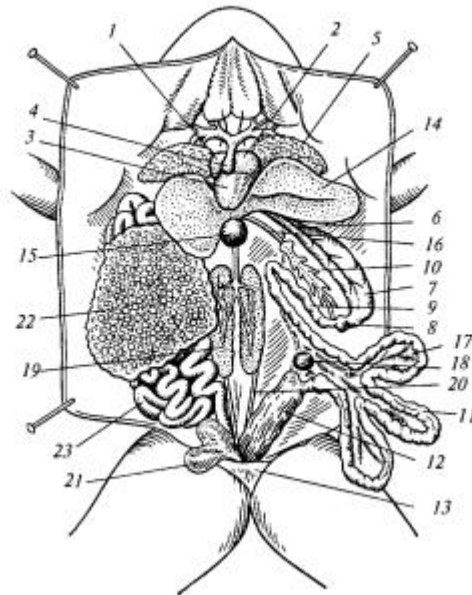
У земноводных отчетливо выражены два круга кровообращения: малый (желудочек - легкие - левое предсердие) и большой (желудочек - все тело - венозная пазуха - правое предсердие).

Однако благодаря единственному желудочку эти круги полностью не разобщены - в желудочке часть крови смешивается. В активном состоянии у земноводных насыщение крови кислородом идет и в легких, и в коже. Поэтому в правом предсердии оказывается смешанная кровь: венозная кровь, собранная венами со всего тела, и артериальная, принесенная большими кожными венами. В левом предсердии кровь артериальная (поступила из легких по легочным венам). Предсердия сокращаются одновременно, и кровь поступает в желудочек. Благодаря сильному развитию мышечных выростов полость желудочка как бы разделена на ряд камер (рис. 48), мешающих перемешиванию крови. Поэтому в правой части желудочка оказывается венозная кровь с примесью артериальной (того же состава, что и в правом предсердии), в левой части желудочка - артериальная (как и в левом предсердии), а в средней части - смешанная.

Ток крови из желудочка в артериальные стволы пока еще недостаточно изучен. Упрощенно этот процесс можно представить следующим образом. При сокращении желудочка в артериальный конус (благодаря его отхождению от правой части желудочка) поступает сначала более венозная кровь; она сразу же заполняет через открытые отверстия кожно-легочные артерии (отверстия остальных артериальных дуг закрыты спиральным клапаном артериального конуса) и уходит в легкие и кожу для окисления. После заполнения кожно-легочных артерий при продолжающемся сокращении желудочка давление в артериальном конусе возрастает. Спиральный клапан сдвигается, открываются устья дуг аорты. В них устремляется смешанная кровь из центральной части желудочка, расходящаяся по ответвлениям дуг аорты и ветвям спинной аорты по всему телу.

Артериальная кровь из левой части желудочка, выходящая в артериальный конус при максимальном сокращении желудочка, не может пройти в кожно-легочные артерии и дуги аорты, так как они уже заполнились кровью. Происходит максимальное сдвигание спирального клапана, освобождающего устья сонных артерий. По ним артериальная кровь идет в голову (в том числе к головному мозгу и органам чувств).

Механизм разделения токов крови у бесхвостых амфибий при продолжительном выключении легочного дыхания (например, во время зимовки на дне водоема, когда дыхание



осуществляется только поверхностью кожи) пока не выяснен. У хвостатых земноводных спиральный клапан артериального конуса развит слабо, поэтому во все артериальные дуги поступает смешанная кровь.

Рис. 49. *Общее расположение внутренних органов самки лягушки:*

1 - правое предсердие; 2 - левое предсердие; 3 - желудочек; 4 - артериальный конус; 5 - легкое; 6 - пищевод; 7- желудок; 8 - пилорическая часть желудка; 9- двенадцатиперстная кишка; 10 - поджелудочная железа; 11 - тонкая кишка; 12 - прямая кишка; 13 - область клоаки; 14 - печень; 15 - желчный пузырь; 16 - желчный проток; 17 - брыжейка; 18 - селезенка; 19 - почка; 20 - мочеточник; 21 - мочевого пузыря; 22 - яичник; 23 - яйцевод (левые яичник и яйцевод на рисунке не изображены)

Дыхательная система. В дыхательную систему входят и проводящие пути, и легкие. Продольная гортанная щель, ограниченная с боков черпаловидными хрящами, ведет в небольшую полость - гортань (larynx). Гортанная щель может открываться и закрываться при сокращении специальных гортанных мышц. На внутренней вогнутой поверхности черпаловидных хрящей расположены голосовые связки - складки слизистой оболочки гортани. При колебании этих связок, вызванном прохождением воздуха через гортань, возникают звуки (квakanье), усиливаемые резонаторами. Два небольших отверстия из полости гортани ведут непосредственно в парные легкие.

Лежащие по бокам сердца легкие (pulmones; рис. 49, 5) представляют собой тонкостенные мешки с эластичными стенками, внешне имеющими ячеистое строение (чтобы лучше рассмотреть легкие, следует их слегка раздуть через стеклянную или пластмассовую трубочку, вставленную тонким концом в гортанную щель, или через шприц). Ячеистость обусловлена небольшими выростами (септами) на внутренней стороне стенок легких, несколько увеличивающими легочную поверхность. Однако общая внутренняя поверхность легких у земноводных невелика и обычно даже несколько меньше (у немногих видов - чуть больше) поверхности кожи. (У млекопитающих внутренняя поверхность легких превышает поверхность кожи в 60-100 раз.)

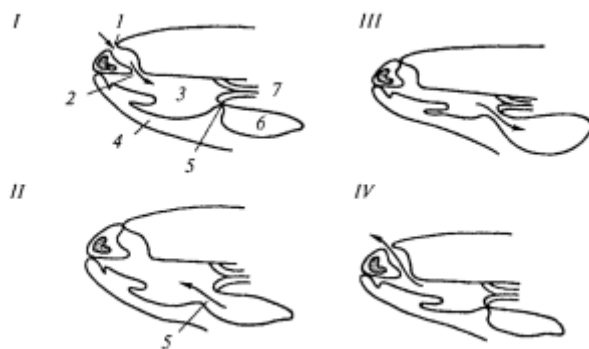


Рис. 50. Схема механизма дыхания лягушки:

1- ротовая полость расширяется и в нее поступает воздух через открытые ноздри; II - ноздри закрываются; открывается гортанная щель; и выходящий из легких воздух смешивается в ротовой полости с атмосферным воздухом; III - ноздри закрыты; ротовая полость сокращается; и смешанный воздух нагнетается в легкие; IV - гортанная щель закрыта; дно ротовой полости прижимается к нёбу, выталкивая остатки воздуха наружу через открывшиеся ноздри: 1 - наружное отверстие ноздри; 2 - внутреннее отверстие ноздри (хоана); 3 - ротовая полость; 4 - дно ротовой полости; 5 - гортанная щель; 6 - легкое; 7 - пищевод

У настоящих наземных позвоночных животных (пресмыкающиеся, птицы, млекопитающие) насыщение воздуха в легкие осуществляется преимущественно путем изменения объема грудной клетки (соединение грудины с позвоночным столбом через ребра). Земноводные не имеют грудной клетки (ребра отсутствуют или развиты очень слабо), и механизм дыхания у них весьма своеобразен. На живой лягушке хорошо видно, что дно ее ротовой полости ритмично поднимается и опускается; в ином ритме открываются и закрываются наружные ноздри.

При опускании дна ротовой полости объем последней значительно увеличивается, и воздух через носовые ходы (открытые наружные ноздри и хоаны) засасывается в ротовую полость; в это время гортанная щель закрыта (рис. 50, I). Затем закрываются наружные ноздри (их занимают отростки межчелюстных костей, изменяющих свое положение) и одновременно открывается гортанная щель. В продолжающую расширяться ротовую полость поступает воздух из легких (под давлением внутренних органов при сокращении мышц брюшной стенки) и смешивается с находящимся там атмосферным воздухом (рис. 50, II).

Далее дно ротовой полости начинает постепенно подниматься к нёбу, и смешанный воздух из ротовой полости проталкивается в легкие (рис. 50, III). Потом гортанная щель закрывается, а дно ротовой полости прижимается к нёбу, выталкивая остатки смешанного воздуха через открывшиеся ноздри наружу (рис. 50, IV). Затем вновь начинается первая фаза вдоха.

В промежутках между нерегулярными дыхательными движениями дно ротовой полости совершает меньшие по амплитуде колебания при открытых ноздрях и закрытой гортанной щели. При этом воздух в ротовой полости обновляется, и кровь в капиллярах слизистой оболочки ротовой полости насыщается кислородом.

Пищеварительная система. Пищеварительный тракт начинается ротовой полостью и кончается клоакой. От ротовой полости (см. рис. 44) за гортанной щелью широким отверстием начинается короткий, легко растяжимый пищевод (oesophagus; рис. 49, 6), проходящий по спинной стороне полости тела над сердцем, легкими и печенью; заднюю его часть хорошо видно, если отвернуть влево правую (от вскрывающего) долю печени.

Пищевод впадает в желудок (gaster; рис. 49, 7), отделенный от него кольцевидной перетяжкой. Желудок слегка изогнут и имеет более толстые, чем пищевод, мускульные стенки. Задний суженный конец желудка (pylorus; рис. 49, 8) едва заметной кольцевой перетяжкой отделяется от начального отдела тонкого кишечника - двенадцатиперстной

кишки (duodenum; рис. 49, 9), которая идет параллельно желудку вперед. В брыжейке между желудком и двенадцатиперстной кишкой в виде рыхлого желтоватого тяжа лежит поджелудочная железа (pancreas; рис. 49, 10). Без резкой границы двенадцатиперстная кишка переходит в имеющую несколько меньший диаметр тонкую кишку (ileum; рис. 49, 11), расположенную в виде нескольких петель в правой части полости тела (от вскрывающего - в левой). Тонкий кишечник резко переходит в короткую широкую прямую кишку (rectum; рис. 49, 12), которая, утончаясь, образует клоаку (cloaca) с отверстием на спинной стороне (см. рис. 42, 5).

Печень (hepar; рис. 49, 14) - крупный компактный трехлопастной орган -■ лежит сразу за сердцем. На нижней поверхности ее маленькой средней доли расположен округлый зеленовато-черный желчный пузырь (vesica fellea; рис. 49, 15) - резервуар, где скапливается выделяемая печенью желчь. По дорсальной поверхности правой и левой долей печени проходят печеночные протоки (заметны лишь при внимательном рассматривании), сливающиеся вместе с протоком желчного пузыря (его можно увидеть лишь при специальной препарировке) в общий желчный проток (ductus choledochus; рис. 49, 16). Желчный проток в виде плотного тяжа проходит через ткань поджелудочной железы (рис. 49, 10), принимая от нее несколько мелких коротких протоков, и впадает в начальную часть двенадцатиперстной кишки. Печень, желудок и весь кишечник подвешены к спинной поверхности полости тела на тонкой полупрозрачной складчатой пленке - брыжейке (mesenterium; рис. 49, 17).

Функция пищевода - проведение пищи в желудок. Здесь пища пропитывается пищеварительными ферментами, выделяемыми железами желудка, при перемешивании давлением мускулистых стенок. В тонком отделе кишечника к пищевой массе добавляются ферменты, поступающие по желчному протоку из печени и по протоку поджелудочной железы. Здесь пища переваривается и через стенки кишечника всасывается. В прямой кишке происходит всасывание воды и формирование каловых масс, выделяемых наружу через клоаку.

В брыжейке тонкого отдела кишечника лежит (на вскрытой лягушке - обычно между желудком и прямой кишкой) небольшая округлая селезенка (lien; рис. 49, 18) - очень важный орган ретикуло-эндотелиальной системы. В селезенке образуются форменные элементы крови (эритроциты, лимфоциты), идет фагоцитоз попавших в кровь бактерий и др. Селезенка служит также и депо крови, при необходимости (кровопотери, длительное энергичное движение и т. д.) выделяя ее в кровяное русло.

Мочеполовая система. Парные компактные удлинено-овальной формы мезонефрические (или туловищные) почки (ren; рис. 49, 19, рис. 51,7; рис. 52, 1) расположены по бокам позвоночного столба в задней части полости тела. По внешнему краю каждой почки проходит тоненький тяж сероватого цвета - вольфов канал (ductus Wolfi; рис. 49, 20, рис. 51,2; рис. 52, 2) - мочеточник мезонефрической почки. Вольфовы каналы правой и левой почек открываются на спинной стороне клоаки самостоятельными отверстиями (рис. 51, 4; рис. 52, 4). Непарное отверстие в вентральной стенке клоаки ведет в обширный двухлопастной тонкостенный мочевой пузырь (vesica urinaria; рис. 49, 21; рис. 51,5; рис. 52, 5). Вводя пипеткой через клоаку в отверстие мочевого пузыря воду, легко убедиться в сильном растяжимости его стенок. Попадающая в клоаку по вольфовым каналам (мочеточникам) моча стекает на дно клоаки и попадает в мочевой пузырь (рис. 53). Довольно густая сеть капилляров в его стенках обеспечивает всасывание воды из мочи. Моча становится более концентрированной и сокращениями стенок мочевого пузыря вновь выводится в клоаку, а из нее наружу. Эти особенности характерны для выделительной системы обоих полов.

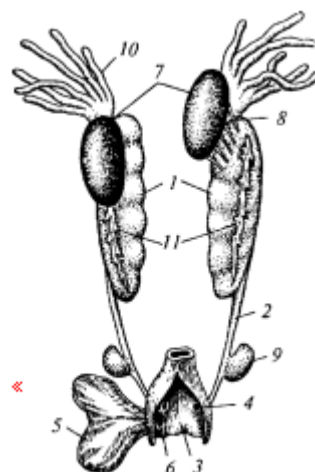


Рис. 51. Мочеполовая система самца лягушки:

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

У переднего края каждой почки, в той же брыжейке, что подвешивает половые железы, располагаются пальцевидной формы оранжевые жировые тела (рис. 51, 10, рис. 52, 10) - резерв питательных веществ для формирования половых клеток. По поверхности каждой почки тянется узкая, иногда слабо заметная желтоватая полоска - это надпочечник (*corpus suprarenale*; рис. 51, 11; рис. 52, 11), железа внутренней секреции.

Семенники (*testis*; рис. 51,7) - парные округлые желтоватого или буроватого цвета образования подвешены в брыжейке вместе с жировыми телами около передних краев почек. Если осторожно оттянуть пинцетом семенник, то в брыжейке станут заметны отходящие от семенника тонкие беловатые нити - семявыносящие канальцы (*vas efferens*; рис. 51, 8), впадающие в переднюю часть почки. Семявыносящие канальцы открываются в почечные канальцы, и, таким образом, передняя часть почки земноводных функционально выполняет роль придатка семенника, а вольфов канал у самцов земноводных одновременно выполняет функцию и мочеточника, и семяпровода. В период размножения (апрель, май) в стенках вольфовых каналов почти сразу же после их выхода из почек хорошо заметны карманообразные расширения - семенные пузырьки (*vesicula seminalis*; рис. 51, 9); они служат хранилищем семенной жидкости. Вне периода размножения размеры семенных пузырьков уменьшаются, но они все-таки видны.

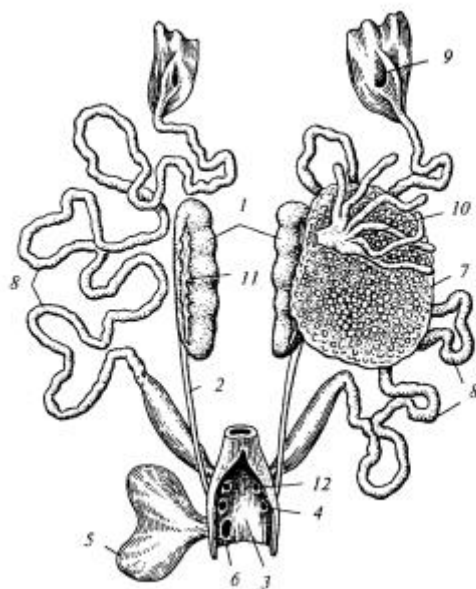


Рис. 52. Мочеполовая система самки лягушки:

1 - почка; 2 - мочеточник; 3 - полость клоаки; 4 - мочевое отверстие; 5 - мочевоый пузырь; 6 - отверстие мочевоого пузыря; 7 - левый яичник (правый яичник на рисунке не изображен); 8 - яйцевод; 9 - воронка яйцевода; 10 - жировое тело (жировое тело правой стороны не изображено); 11 - надпочечник; 12 - половое отверстие (отверстие яйцевода)

Парные яичники (ovarium; рис. 52, 7) представляют собой подвешенные на брыжейках (вместе с жировыми телами) тонкостенные мешки, заполняющие в зависимости от сезона более или менее значительную часть полости тела. Через стенки яичников ясно просвечивают заполняющие их полость пигментированные яйца. Половыми путями самок служат парные яйцеводы - мюллеровы каналы (oviductus, или ductus Mulleri; рис. 52, 8), подвешенные на коротких брыжейках по бокам полости тела. Длина яйцеводов сильно изменяется по сезонам года; особенно сильно они извиты и удлинены весной, в период размножения (превышают длину тела в 6-8 раз). Передний конец каждого яйцевода открывается в полость тела (рядом с сердцем) расширенным отверстием - воронкой яйцевода (рис. 52, 9). Нижняя часть яйцевода (ее часто называют маточной частью) более широкая. Каждый яйцевод открывается в клоаку самостоятельным отверстием (рис. 52, 12).

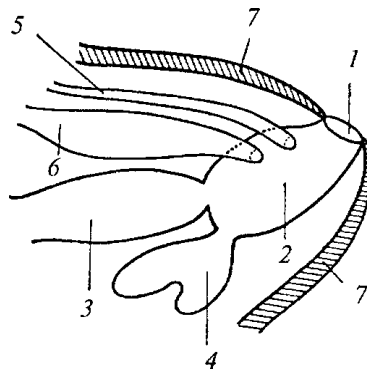


Рис. 53. Схема клоаки самки лягушки:

1 - наружное отверстие клоаки; 2 - полость клоаки; 3 - прямая кишка; 4 - мочевоый пузырь; 5 - мочеточник; 6 - яйцевод; 7 - стенка тела

При созревании яйцеклетки разрывается окружающая ее фолликулярная оболочка, и яйцо выпадает в полость тела. Здесь его подхватывает резко увеличившаяся к началу яйцекладки воронка яйцевода. Благодаря движениям ресничек мерцательного эпителия, выстилающего стенки яйцевода, яйцо перемещается вниз по нему. При этом выделения желез, расположенных в стенках яйцевода, формируют вокруг яйцеклетки прозрачную студенистую яйцевую оболочку. В нижних (маточных) частях яйцеводов вполне сформированные яйца (икринки) группируются в готовые к откладыванию комки или шнуры (у жаб).

Таким образом, у земноводных (типичных Anamnia), как и у хрящевых рыб, во взрослом состоянии функционируют почки мезонефрического типа. У самцов вольфов канал служит и мочеточником и семяпроводом, сперматозоиды никогда не попадают в полость тела, мюллеровы каналы редуцируются. У самок вольфов канал служит только мочеточником, а мюллеров канал - яйцеводом.

Периферическая нервная система. Если после изучения всех систем органов удалить у вскрытой лягушки внутренности, то станут хорошо видны отходящие от позвоночного столба плотные белые тяжи - спинномозговые нервы. По бокам позвоночного столба видны белые «известковые мешочки», связанные через лимфатические сосуды с полостью перепончатого лабиринта внутреннего уха. Функциональное значение этих мешочков пока не выяснено.

Постэмбриональное развитие лягушки. Сразу после вылупления из икры у головастика видны наружные жабры, небольшой хвост. По мере роста головастика развивается кожистая складка («жаберная крышка»), закрывающая наружные жабры, хвост увеличивается. Постепенно появляются зачатки конечностей (зачатки передних конечностей, образующиеся одновременно с задними, не видны, так как они прикрыты кожистой складкой, закрывшей наружные жабры), идет их рост и формирование. Развиваются легкие и одновременно с жаберным включается легочное дыхание. По завершении личиночного развития наступает резкая перестройка, так называемый метаморфоз. Когда прорываются передние конечности, головастик прекращает питаться, и у него быстро рассасывается хвост. Одновременно с наружными изменениями происходит перестройка внутренних органов - ротового аппарата, пищеварительной и кровеносной систем. В результате метаморфоза водная личинка превращается в маленькую лягушку, способную жить вне воды.

СКЕЛЕТ ЗЕМНОВОДНЫХ

Описание скелета

Скелет земноводных, как и других позвоночных животных, разделяется на осевой скелет (позвоночный столб), череп (мозговой и висцеральный), парные конечности и их пояса. Практически во всех отделах скелета еще довольно большую роль играет хрящ.

Осевой скелет. Осевой скелет земноводных - позвоночный столб (*columna vertebralis*; рис. 54), состоящий из окостеневших позвонков; хорда во взрослом состоянии обычно редуцируется.

1. Шейный отдел (*pars cervicalis*; рис. 54, 1) у всех земноводных представлен **одним** шейным позвонком, который при помощи двух суставных площадок подвижно сочленяется с черепом.

2. К туловищному отделу (*pars thoracalis*; рис. 54, 2) позвоночника лягушки относится 7 позвонков (у хвостатых земноводных - от 14 до 63).

3. Крестцовый отдел (*pars sacralis*; рис. 54, 3) у всех земноводных представлен **одним** крестцовым позвонком, к массивным поперечным отросткам которого причленяются подвздошные кости тазового пояса (рис. 54, 5).

4. Хвостовой отдел (*pars caudalis*) у личинок бесхвостых земноводных включает довольно большое число отдельных позвонков, которые во время метаморфоза сливаются в одну хвостовую косточку - **уростиль** (*urostyl*; рис. 54, 4). У хвостатых земноводных в хвосте сохраняется 26-36 отдельных позвонков.

Туловищные позвонки большинства лягушек процельного типа: тело позвонка спереди вогнуто, сзади выпукло (рис. 55), однако последний туловищный позвонок имеет амфицельный (двояковогнутый) тип строения. Верхние дуги над телами позвонков (*arcus neuralis*; рис. 55, 2) образуют канал для спинного мозга. На спинной стороне дуги имеется небольшой остистый отросток (*processus spinosus*; рис. 55, 4). От верхнебоковой поверхности тела позвонка отходят парные поперечные отростки (*processus transversus*; рис. 55, 5); у хвостатых земноводных к их концам прикрепляются коротенькие ребра, у бесхвостых земноводных ребра отсутствуют. Позвонки соединяются друг с другом сочленением тел позвонков (что обеспечивается процельным или опистоцельным у некоторых амфибий типом их строения) и с помощью специальных парных сочленовных отростков (*processus articularis*; рис. 55, 6), находящихся спереди и сзади на основании верхней дуги. Такое соединение препятствует скручиванию позвоночника и повреждению спинного мозга.

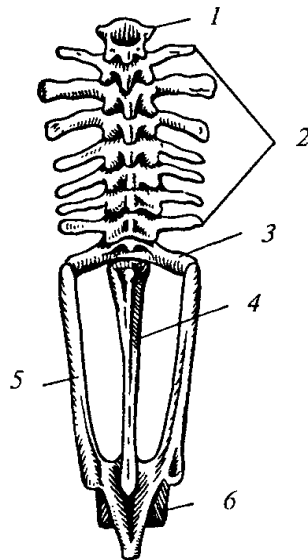


Рис 54. Осевой скелет и тазовый пояс лягушки:

1- шейный позвонок; 2 – туловищные позвонки; 3 – крестцовые позвонки; 4 – уростиль (слившиеся хвостовые позвонки); 5- тазовый пояс; 6 – вертлужная впадина.

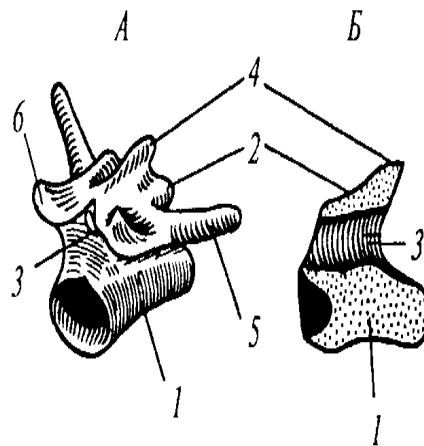


Рис. 55. Туловищный позвонок лягушки:

А - общий вид; Б - продольный разрез: 1 - тело позвонка; 2 - верхняя дуга; 3 - канал для спинного мозга; 4 - остистый отросток; 5 - поперечный отросток; 6 - сочленовный отросток

Для земноводных характерны более сложная, чем у рыб, дифференцировка позвоночного столба на отделы, изменение формы тел позвонков и появление сочленовных отростков на верхних дугах. Эти преобразования связаны с наземным образом жизни: они обеспечивают большую прочность осевого скелета при сохранении его подвижности, прочное соединение с ним тазового пояса и допускают некоторую подвижность черепа в вертикальной плоскости относительно туловища (возможность поднимать и опускать голову).

Череп. Осевой, или мозговой, череп земноводных, как и череп хрящевых рыб, платибазального типа: с широким основанием и широко расставленными глазницами, между которыми располагается передний конец головного мозга. В черепе сохраняется много хрящевой ткани, а число окостенений относительно невелико.

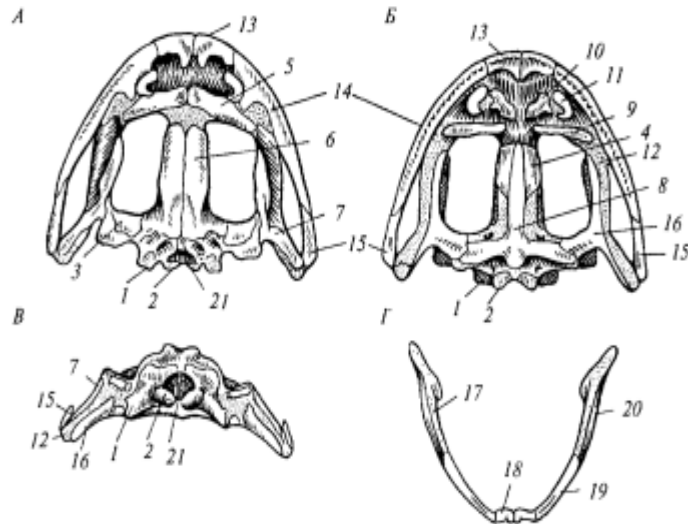


Рис. 56. Череп лягушки:

А - сверху; Б - снизу; В - сзади; Г - нижняя челюсть сверху; пунктиром показаны хрящевые участки черепа: 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 - парасфеноид; 9 - нёбная кость; 10 - сошник; 11 - хоана; 12 - нёбноквадратный 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

В целом хрящевой затылочный отдел мозгового черепа включает парные боковые затылочные кости (*occipitale laterale*; рис. 56, 1), окаймляющие большое затылочное отверстие (*foramen occipitale magnum*; рис. 56, 21). Каждая из них образует мыщелок (*condylus occipitalis*; рис. 56, 2) для сочленения с шейным позвонком. В области слуховой капсулы вместо пяти пар ушных костей, характерных для костистых рыб, у земноводных возникает лишь одна пара - переднеушные кости (*prooticum*; рис. 56, 3). В передней части мозгового черепа при окостенении хряща образуется непарная клиновидно-обонятельная кость (*sphenethmoideum*, рис. 56, 4), имеющая вид костного кольцевого пояса. Вся остальная часть мозгового черепа остается хрящевой. Ее укрепляют покровные (кожные) кости. Сверху в передней части черепа лежат парные носовые кости удлинненно-треугольной формы (*nasale*; рис. 56, 5), затем слившиеся из лобных и теменных костей парные лобно-теменные кости (*frontoparietale*; рис. 56, 6) и кнаружи от ушных костей - имеющие сложную форму чешуйчатые кости (*squamosum*; рис. 56, 7). Дно мозгового черепа прикрывает мощная покровная кость крестообразной формы - парасфеноид (*parasphenoideum*; рис. 56, 8). Спереди от него лежат тоже покровные парные нёбные кости (*palatinum*; рис. 56, 9) и парные сошники (*vomer*; рис. 56, 10); на сошниках сидят мелкие зубы. По бокам от сошников располагаются парные внутренние ноздри - хоаны (рис. 56, 11).

Висцеральный отдел черепа земноводных также сохраняет много хряща. В течение всей жизни сохраняется нёбноквадратный хрящ (*cartilage palatoquadratum*; рис. 56, 12; рис. 57, 2), прирастающий передним концом к обонятельной области мозгового черепа, а задним - к слуховой капсуле. Поэтому череп земноводных, как и остальных наземных позвоночных животных, по способу прикрепления челюстной дуги относится к аутостилическому типу.

К нёбноквадратному хрящу прилегают возникающие в коже вторичной верхней челюсти несущие зубы¹. Это парные межчелюстные кости (*intermaxillare*, или *premaxillare*; рис. 56, 13) и верхнечелюстные кости (*maxillare*; рис. 56, 14). За ними, укрепляя заднюю часть нёбноквадратного хряща, сверху образуется покровная квадратно-скуловая кость (*quadratojugale*; рис. 56, 15), а снизу, также покровная, - крыловидная кость (*pterygoideum*; рис. 56, 16).

Первичная нижняя челюсть - меккелев хрящ (cartilago Meckeli; рис. 56, 17) - остается хрящевой, окостеневаает лишь самый передний ее конец в виде маленьких парных подбородочно-челюстных костей (mentomandibulare, рис. 56, 18). К ним присоединяются покровные зубные кости (dentale; рис. 56, 19), у бесхвостых земноводных лишённые зубов. Задняя часть меккелева хряща обрастает длинной покровной угловой костью (angulare; рис. 56, 20). Через прикрывающую меккелев хрящ угловую кость нижняя челюсть подвижно сочленяется с задней частью нёбноквадратного хряща (рис. 57, 5)-

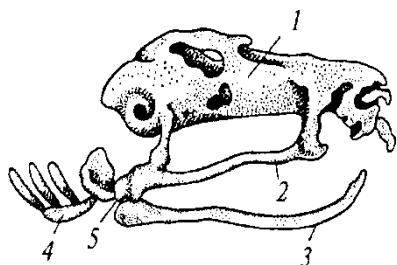


Рис. 57. Хрящевой череп головастика:
1 - мозговой череп; 2 - нёбноквадратный хрящ; 3 - меккелев хрящ; 4- жаберные дуги; 5 - челюстной сустав

Полная редукция жаберной крышки у земноводных и замена гиостилического типа прикрепления челюстей аутостилическим приводят к потере основных функций подъязычной дуги (крепление челюстей, опора жаберной крышки). Подъязычная дуга начала редуцироваться еще у предков современных земноводных, а полость брызгальца (остаток жаберной щели между челюстной и подъязычной дугами) в связи с переходом к жизни в воздушной среде преобразовалась в полость среднего уха (рис. 58,3). Расположенный рядом с брызгальцем верхний элемент подъязычной дуги - подвесок (hyomandibulare) - превратился в слуховую косточку - столбик, или стремечко (columella, или stapes; рис. 58, 4). У современных бесхвостых земноводных стремечко имеет вид тоненькой поперечно ориентированной палочковидной косточки, лежащей под чешуйчатой костью. Одним концом стремечко упирается в центр барабанной перепонки (рис. 58, 5), а другим - в овальное окно слуховой капсулы. Этот механизм, усиливающий давление звуковой волны и обеспечивающий возможность слуха в воздушной среде, у части современных земноводных в различной степени вторично редуцирован. Добавочными механизмами восприятия звуковых волн, распространяющихся по твердому субстрату, у них становится передача звуковых колебаний по нижней челюсти и кровеносным сосудам.

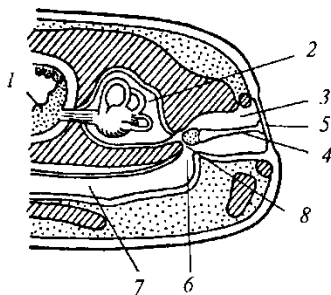


Рис. 58. Схематический разрез через слуховую область лягушки:
1 - головной мозг; 2 - внутреннее ухо с полукружными каналами; 3 - полость среднего уха; 4 - стремечко; 5 - барабанная перепонка; 6 - евстахиева труба; 7 - ротовая полость; 8 - овальное окно.

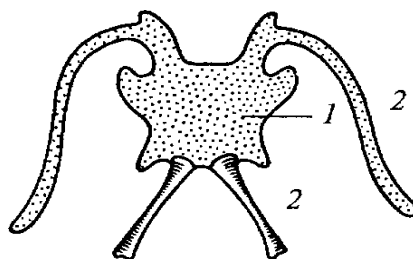


Рис. 59. Подъязычный аппарат лягушки: 1 - тело; 2 - рожки

Нижний элемент подъязычной дуги - гиоид (hyoideum) и функционирующие у личинок земноводных жаберные дуги во время метаморфоза превращаются в подъязычный аппарат (рис. 59). У бесхвостых земноводных он представляет собой хрящевую пластинку с двумя главными парами отростков - рожков. Передние, более длинные рожки (видоизменившиеся гиоиды) направляются назад и вверх и прикрепляются к стенкам слуховых капсул мозгового черепа. Подъязычный аппарат укрепляет дно ротовой полости: к нему прикрепляются мышцы, расположенные между ветвями нижней челюсти, а у хвостатых земноводных и мускулистый язык.

Предполагают, что гортанные хрящи также представляют собой преобразованные остатки жаберных дуг.

Парные конечности и их пояса. Конечности земноводных, как и конечности наземных позвоночных животных других классов, схематически представляют собой систему рычагов, подвижно соединенных друг с другом. План строения передней и задней конечностей однотипен (рис. 60).

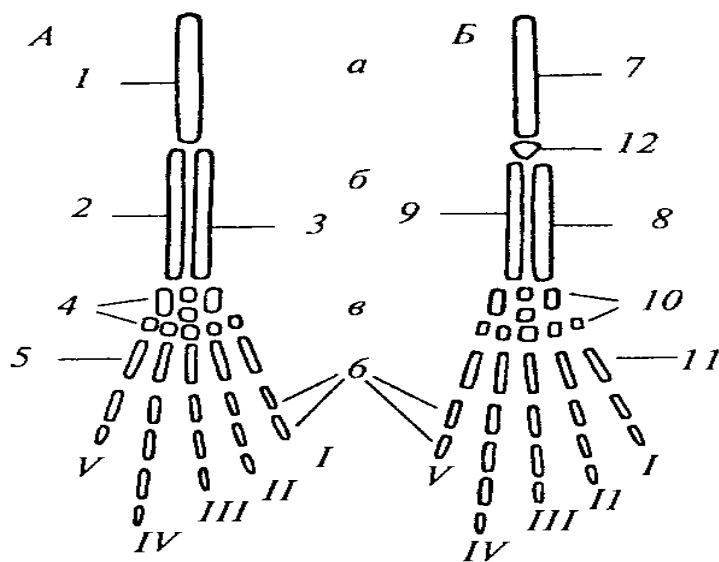


Рис. 60. Схема строения парных конечностей наземных позвоночных:

А - передняя конечность; Б - задняя конечность; а - плечо-бедро; б - предплечье-голень; в - кисть - стопа; 1 - плечевая кость; 2 - локтевая кость; 3 - лучевая кость; 4 - запястье; 5 - пясть; 6 - фаланги пальцев; 7 - бедренная кость; 8 - большая берцовая кость; 9 - малая берцовая кость; 10 - предплюсна; 11 - плюсна; 12 - коленная чашечка; I, II, III, IV, V- пальцы

<p><i>Передняя конечность:</i></p> <p>I. Плечо (humerus; рис. 60, 7).</p> <p>Предплечье (antebrachium): лучевая кость (radius; рис. 60, 3), локтевая кость (ulna; рис. 60, 2).</p> <p>Кисть (manus): запястье (carpus; рис. 60, 4), пясть (metacarpus; рис. 60, 5), фаланги пальцев (phalanges digitorum; рис. 60, 6).</p>	<p><i>Задняя конечность:</i></p> <p>I. Бедро (femur; рис. 60, 7).</p> <p>II. Голень (crus): большая берцовая кость (tibia; рис. 60, 8), малая берцовая кость (fibula; рис. 60, 9).</p> <p>III. Стопа (pes): предплюсна (tarsus; рис. 60, 10), плюсна (metatarsus; рис. 60, 77), фаланги пальцев (phalanges digitorum; рис. 60, 6).</p>
--	--

Проксимальный отдел передней конечности - плечо (humerus; рис. 61, 1). Это круглая в сечении кость; средняя ее часть называется диафизом, а утолщенные концы - эпифизами. У земноводных эпифизы плеча (и бедра) остаются хрящевыми. Проксимальный конец имеет округлую головку плеча (caput humeri; рис. 61, 2), которая входит в суставную ямку пояса передних конечностей; на дистальном конце - полушаровидная поверхность для сочленения с костью предплечья. Поверхность плеча имеет гребни, к которым прикрепляются мышцы.

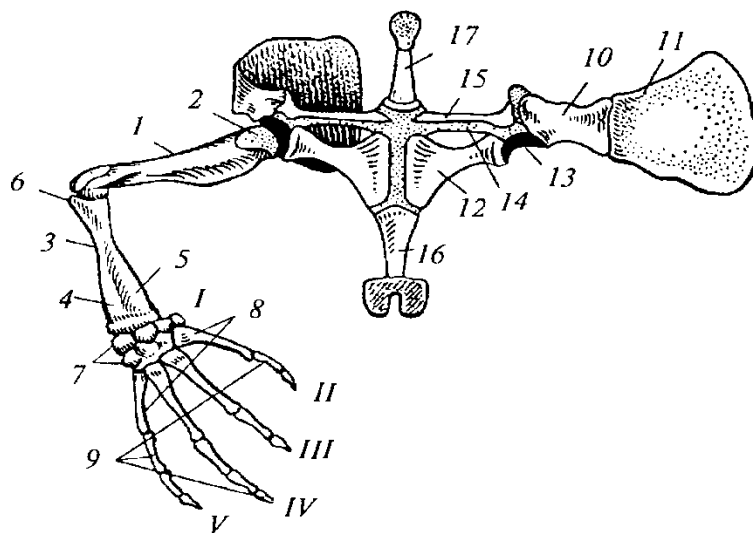


Рис. 61. Передняя конечность и плечевой пояс лягушки:

1 - плечевая кость; 2 - головка плеча; 3 - предплечье; 4 - локтевая кость; 5 - лучевая кость; 6 - локтевой отросток; 7 - запястье; 8 - пясть; 9 - фаланги пальцев; 10 - лопатка; 11 - надлопаточный хрящ; 12 - коракоид; 13 - суставная впадина для головки плеча; 14 - прокоракоидный хрящ; 15 - ключица; 16 - грудина; 17 - предгрудина; I - редуцированный первый палец; II-V - хорошо развитые пальцы

У бесхвостых земноводных лежащая снаружи локтевая (ulna; рис. 61, 4) и с внутренней стороны - лучевая (radius; рис. 61, 5) кости сливаются в единую кость предплечья (antebrachium; рис. 61, 3) продольная бороздка показывает границу их слияния. У хвостатых земноводных эти кости самостоятельные. Проксимальные концы обеих костей образуют сочленовную ямку для соединения с плечом; позади ямки находится локтевой отросток (рис. 61,6) локтевой кости, ограничивающий разгибание конечности.

Запястье (carpus; рис. 61,7) состоит из двух рядов мелких косточек. К их дистальному ряду примыкают пять удлинённых косточек пясти (metacarpus; рис. 61, 8). С дистальными концами пястных костей сочленяются фаланги пальцев (phalanges digitorum; рис. 61, 9). У земноводных первый (большой) палец сильно редуцирован, и кисть заканчивается лишь четырьмя хорошо развитыми пальцами.

Пояс передних конечностей, или плечевой пояс, у земноводных, как и у акуловых рыб, лежит в толще мускулатуры туловища, связывающей его с осевым скелетом. Из верхней (дорсальной) лопаточной части первичного пояса образуется лопатка (scapula; рис. 61, 10); ее самая верхняя часть остается хрящевой в виде широкого и тонкого надлопаточного хряща (cartilago suprascapularis, рис. 61, 11). На передненаружной поверхности надлопаточного хряща у некоторых бесхвостых амфибий имеется небольшое окостенение - остаток клейтрума рыбообразных предков. Окостеневшая коракоидная часть пояса превратилась в мощную коракоидную кость (coracoideum; рис. 61, 12), вместе с лопаткой образующую суставную впадину для головки плеча (рис. 61, 13). Впереди от коракоида, за небольшим отверстием лежит хрящевой прокоракоид (cartilago procoracoidea; рис. 61, 14), на который налегает тоненькая покровная кость - ключица (clavicula; рис. 61, 15). Неокостеневшие хрящевые внутренние концы коракоидов и прокоракоидов правой и левой сторон сливаются вместе по средней линии. Позади коракоидов располагается костная грудина (sternum, рис. 62, 16) с хрящевым задним концом. Впереди от прокоракоидов выдается предгрудина (presternum; рис. 61,17) также с хрящевым концом. В поясе передних конечностей хвостатых земноводных заметно больше хряща, а окостенения имеют меньшие размеры; ключицы не развиваются.

Плечевой пояс служит опорой для передних конечностей и местом прикрепления управляющих ими мышц.

Грудная клетка у земноводных не развивается: грудина не сочленяется с ребрами.

Задняя конечность имеет удлиненную, круглую в сечении бедренную кость (femur; рис. 62, Г), проксимальная часть которой заканчивается головкой (рис. 62, 2), входящей в вертлужную впадину (рис. 62, 15) тазового пояса. Большая берцовая (tibia; рис. 62, 4) и малая берцовая (fibula; рис. 62, 5) кости бесхвостых земноводных сливаются в единую кость голени (crus; рис. 62, 3); у хвостатых земноводных они сохраняются разделенными. Проксимальный ряд костей предплюсны (tarsus; рис. 62, 6) бесхвостых земноводных состоит из двух удлиненных костей, образующих добавочный рычаг конечности. Внутренняя из них называется tibiale (astragalus; рис. 62, 7; примыкает к большеберцовому краю голени), наружная - fibulare (calcaneus; рис. 62, 8). Между голенью и этими костями образуется голеностопный сустав. От дистального ряда костей предплюсны у земноводных сохраняются лишь 2-3 маленькие косточки. Плюсна (metatarsus; рис. 62, 9) образована пятью длинными косточками, к которым причленяются фаланги пальцев (phalanges digitorum; рис. 62, 10). Самый длинный палец у лягушек - IV. Сбоку от I (внутреннего) пальца располагается маленький рудимент шестого («предпервого») пальца (prehallus; рис. 62, 11).

Пояс задних конечностей, или тазовый, у земноводных, как и у всех наземных позвоночных, состоит из трех парных элементов; все вместе они образуют суставную вертлужную впадину (acetabulum; рис. 62, 15) для соединения с головкой бедра. Длинные, направленные вперед подвздошные кости (ilium; рис. 62, 12) своими концами причленяются к поперечным отросткам крестцового позвонка (см. рис. 54). Нижняя часть тазового пояса у земноводных не окостеневает и представлена лобковым хрящом (cartilago pubis; рис. 62, 14). Позади него лежат парные седалищные кости (ischium; рис. 62, 13).

У хвостатых земноводных по сравнению с бесхвостыми в тазовом поясе много больше хряща, а сформировавшиеся кости малы.

Заключение

Земноводные (Amphibia) - первый класс наземных позвоночных животных. Однако у представителей класса еще сохраняется постоянная связь с водой. Эта двойственность отчетливо проявляется в особенностях эмбрионального и постэмбрионального развития. Яйцеклетки (икра) могут развиваться только в воде (или в редких случаях в предельно влажной среде). Из яйца выходит личинка - головастик, имеющий отчетливо выраженные признаки типичного водного животного: у него есть жабры и поддерживающие их жаберные дуги, сердце двухкамерное, один круг кровообращения, парные конечности наземного типа отсутствуют, основной орган движения - мощный хвостовой плавник, развиты органы боковой линии и т. п. Во время метаморфоза (превращения) личинка теряет часть признаков, свойственных водным животным, и приобретает особенности, обеспечивающие переход к наземному (вернее, наземно-водному) образу жизни: появляются парные конечности наземного типа, развиваются легкие, редуцируются жабры и поддерживающий их скелетный аппарат, перестраивается кровеносная система - образуются два неполностью разделенных круга кровообращения, изменяется способ питания и соответственно перестраивается пищеварительная система.

Двойственность организации как приспособление к наземно-водному образу жизни хорошо выражена и у взрослых особей.

Наземный образ жизни обеспечивается рядом особенностей строения: большая дифференцировка позвоночного столба на отделы и более прочное соединение тел позвонков друг с другом (развитие сочленовных отростков на верхних дугах, замена амфицельных позвонков процельными или опистоцельными); появление парных конечностей наземного типа; усложнение строения и большая прочность поясов конечностей (при этом уже устанавливается достаточно прочное соединение тазового пояса с осевым скелетом); сильная редукция метамерной мускулатуры и ее замена достаточно мощным сложным комплексом мускулов; появление век и слезных желез (защита глаз от механических повреждений, предотвращение подсыхания роговицы); образование полости среднего уха с барабанной перепонкой и слуховой косточкой - стремечком (обеспечение возможности слуха в воздушной среде). Большую роль сыграло исчезновение жабр и развитие легких, гортани и

хоан, создающих возможность воздушного дыхания; возникновение двух кругов кровообращения; появление подвижного языка и слюнных желез, большая дифференцировка пищеварительной системы (большие энергетические затраты при поддержании тела в воздушной среде) и т. п.

Общее удлинение задних конечностей, обособление в них дополнительного рычага (благодаря резкому удлинению двух проксимальных косточек предплюсны) и возможность сильного перегиба посередине туловища в месте сочленения ветвей подвздошных костей с поперечными отростками крестцовых позвонков - приспособления к движению прыжками у бесхвостых земноводных. У хвостатых земноводных этих особенностей нет. Слияние в единое целое двух костей предплечья и двух костей голени позволяет обоим отделам сочетать легкость с достаточной прочностью. Оно обеспечивает идеально равномерное распределение между ними высоких ударных нагрузок, с которыми сопряжено перемещение прыжками. У хвостатых земноводных как предплечье, так и голень состоят из двух самостоятельных элементов, что обеспечивает необходимые при хождении вращательные движения кисти и стопы.

«Водные» черты строения проявляются в целом ряде особенностей, таких, как относительно слабое развитие окостенений скелета, обилие слизистых желез в коже (покрывающая кожу слизь увлажняет проницаемую для воды и легко подсыхающую кожу), сохранение хвоста, часто уплощенного с боков и окаймленного кожистой складкой (тритоны и другие хвостатые земноводные), глубокое сходство с большинством групп рыб по строению мочеполовой системы, характерное для подавляющего большинства видов земноводных наружное оплодотворение и т. д.

При относительно небольшой поверхности легких земноводным необходимы достаточно мощные дополнительные органы дыхания. Таким органом становится всегда влажная (благодаря обилию слизистых желез), легко проницаемая для влаги и газов кожа и отчасти слизистая оболочка ротовой полости. У прудовой лягушки в активном состоянии легкие поглощают до 50% потребляемого организмом кислорода и выделяют только около 14% углекислого газа; путем кожного дыхания поглощается до 50% кислорода и выделяется до 86% углекислого газа. У ведущей более наземную жизнь травяной лягушки при легочном дыхании в организм поступает до 67% кислорода и выделяется до 26% углекислого газа, а путем кожного дыхания поглощается 33% кислорода и выделяется 74% углекислого газа. При возрастании уровня метаболизма (усиление общей активности и всех процессов обмена при повышении температуры среды) удельная роль легких в обеспечении организма кислородом заметно увеличивается. При понижении температуры среды уровень метаболизма снижается. При этом кожное дыхание почти в полной мере обеспечивает и насыщение организма кислородом, и выделение углекислого газа, а относительное значение легких в дыхании резко уменьшается.

Такая двойственность характера дыхания объясняется не только недостаточным развитием поверхности легких и несовершенством легочной вентиляции («заглатывание» воздуха при отсутствии грудной клетки); она необходима при земноводном образе жизни представителей этого класса. Именно эта двойственность органов дыхания позволяет земноводным длительное время существовать в воде (вплоть до зимовки на дне водоема многих видов бесхвостых, когда при резком снижении уровня метаболизма кожное дыхание полностью обеспечивает все потребности организма в кислороде и выделении углекислого газа).

Кожное дыхание возможно лишь тогда, когда кожа легко проницаема для влаги и газов. Но такая кожа не может предохранять организм от больших потерь воды (высыхания), поэтому практически почти все виды земноводных населяют лишь сырые, влажные участки, где организм теряет меньше влаги и всегда может восполнить ее потерю. У относительно мало связанных с водой жаб (зимуют на суше, в водоемы уходят только для икрометания) кожа уплотнена; это снижает возможности кожного дыхания, что компенсируется увеличением внутренней поверхности легких. Однако и у них, несмотря на уплотнение кожи,

за ночной период охоты организм теряет до 15-30% воды. Некоторому уменьшению влагопотерь (при сохранении проницаемости кожи) у земноводных помогает слизь, покрывающая кожу. Обширные подкожные лимфатические полости служат резервуарами запасной воды. Уменьшаются влагопотери и благодаря обратному всасыванию воды в мочевом пузыре, заднем отделе кишечника и клоаке. Очень резко уменьшают влагопотери приспособительные особенности поведения: повышенную активность земноводные проявляют только в часы максимальной влажности воздуха (в ясную погоду - в сумерках, а также ночью), на отдых они уходят в норки, где за счет почвенной влаги поддерживается высокая влажность.

Двойственность органов дыхания делает невозможным полное разделение большого и малого кругов кровообращения. Но специфические особенности анатомии сердца и отходящих от него кровеносных стволов обеспечивают некоторое разобщение кровотока, несмотря на то что в сердце земноводных только один желудочек, а в передних полых венах есть примесь артериальной крови. Развитие мускульных выростов стенок желудочка уменьшает перемешивание крови, а отхождение артериального конуса от правой (более венозной) стороны желудочка и детали его внутреннего строения (последовательность отхождения артериальных дуг, устройство спирального клапана) позволяют направлять «более венозную» (обедненную кислородом) кровь в кожу и легкие, а «более артериальную» (насыщенную кислородом) - к головному мозгу и органам чувств.

Более дифференцированный по сравнению с рыбами пищеварительный тракт земноводных увеличивает интенсивность процессов пищеварения, однако скорость пищеварения у них невелика и зависит от температуры окружающей среды. Пищевые связи довольно простые; круг используемых кормов ограничен (только животные относительно мелких размеров).

Земноводные, как и рыбы, характеризуются непостоянством температуры тела (пойкилотермность). У земноводных она обычно лишь на 0,5-1°C выше температуры окружающей среды, только в период наивысшей активности (преследование добычи, уход от опасности) температура тела может превышать температуру среды на 5-7°C. С пойкилотермностью связана резко выраженная сезонная смена активности земноводных умеренных и северных широт: при снижении температуры воздуха до +5-8°C они уходят в укрытия (часть видов лягушек - в ямы на дне водоемов; большинство видов бесхвостых и хвостатых земноводных скрываются в норах грызунов, прогнивших корнях деревьев, кучах мха и т. п.) и впадают в состояние оцепенения. Пойкилотермностью определяется и географическое распространение земноводных: большинство видов обитает в тропической зоне. В тропиках, при относительно устойчивых в течение года температурных условиях, состояние оцепенения у ряда видов земноводных возникает при резком снижении влажности воздуха («спячка» в сухой период года).

Очень большая зависимость земноводных от влажности и температуры среды сказывается в том, что погодные условия (в наших широтах - сильные засухи летом, сильные морозы без снега зимой) часто служат основной причиной смертности и определяют резкие колебания численности земноводных по годам.

Литература:

1. **Карташев Н. Н., Соколов В. Е., Шилов И. А.** Практикум по зоологии позвоночных: Учеб. пособие для студентов вузов / Н. Н. Карташев, В. Е. Соколов, И. А. Шилов. - 3-е изд., испр. и доп. - М.: Аспект Пресс, 2004. - 383 с. (серия «Классический университетский учебник»), ISBN 5-7567-0359-4