

ІІІ

54  
Н 54

АКАДЕМІЯ НАУК УКРАЇНСЬКОЇ РСР  
ЛЬВІВСЬКИЙ НАУКОВИЙ ПРИРОДОЗНАВЧИЙ МУЗЕЙ

---

# НАУКОВІ ЗАПИСКИ

Том III

Начато \_\_\_\_\_ 1953 год

Окончено \_\_\_\_\_ 1954 год

на 760 ~~сторінках~~ *сторінках*

Опись № 2

Фонд № \_\_\_\_\_

Ед. хр. № 2б

---

ВИДАВНИЦТВО АКАДЕМІЇ НАУК УКРАЇНСЬКОЇ РСР  
КИЇВ — 1954

1884

АКАДЕМІЯ НАУК УКРАЇНСЬКОЇ РСР  
ЛЬВІВСЬКИЙ НАУКОВИЙ ПРИРОДОЗНАВЧИЙ МУЗЕЙ

---

# НАУКОВІ ЗАПИСКИ

Том III

*с тисаю*

---

ВИДАВНИЦТВО АКАДЕМІЇ НАУК УКРАЇНСЬКОЇ РСР  
КИЇВ — 1954

ЗООЛОГІЯ

ВИВЧЕННЯ МЕТАМОРФОЗУ ВІСЦЕРАЛЬНОГО АПАРАТА  
МІНОГИ

П. П. Балабай

Матеріали про метаморфоз вісцерального апарата міноги як структури, в якій найбільше виявляються відмінні між личинковою й імагінальною стадіями, частково були уже опубліковані (Балабай, 1946, 1948а, 1948б). Тепер ми подаємо короткий огляд процесу метаморфозу в цілому. Дослідження проводили на українських міногах — *Lampetra mariae* Berg. — зібраних на р. Дніпрі поблизу м. Києва.

Метаморфоз передзябрової ділянки вісцерального апарата міноги

Зяброва і передзяброва ділянки вісцерального апарата амоцета ясно відрізняються одна від одної ступенем своєї диференціації. Це виражає в очі уже при поверховому огляді цих ділянок. Диференціація зябрової ділянки вища, ніж передзябрової. Вона має високорозвинені зяброві листочки і складну скелетно-мускульну систему. Тут знаходиться також система миготливих ривчачків, що затримують їжу. Отже, зяброва ділянка виконує функцію дихання і захоплення їжі.

Передзяброва ж ділянка становить лише вмістище для велюма і служить провідником води іззовні до зябрової порожнини. Будова передзябрової ділянки дуже проста. Вона являє собою коротку, але широку трубку з тонкими стінками, що складаються з тонкого шару мускулатури і слизохрящового скелета (рис. 1, 6). Передня частина трубки починається з ротового отвору, а задня переходить у зяброву ділянку. Місце прикріплення велюма є межею між обома ділянками.

Велюм у амоцета має досить складну будову. Він ділиться на потовщену мускулясту проксимальну і тоншу дистальну частини. Рухи ступок велюма не тільки спрямовують течію води під час дихання, але й сприяють її просуванню крізь дихальний апарат (Балабай, 1935а).

За іннервацією і функціональним значенням велюм належить до зябрової ділянки, але в зв'язку з тим, що він знаходиться в порожнині передзябрової ділянки, його метаморфоз зручніше розглядати при вивченні передзябрової ділянки.

Зверху ротовий отвір прикривається так званою верхньою губою, задній край якої безпосередньо прилягає до назо-гіпофізарного отвору. По краях ротового отвору і на нижній поверхні верхньої губи

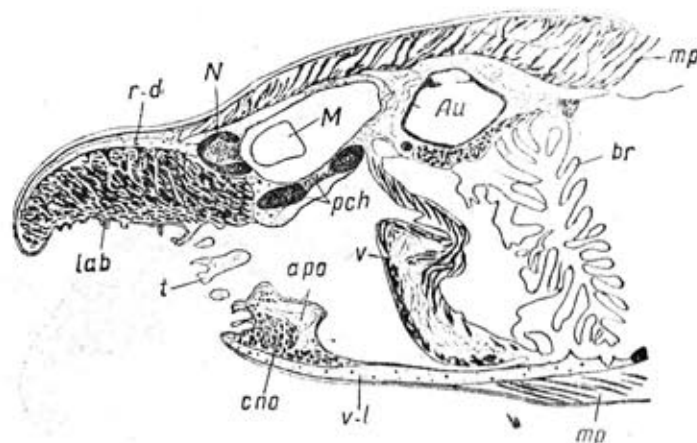


Рис. 1. Амоцет. Передзяброва ділянка (сагітальний розріз).

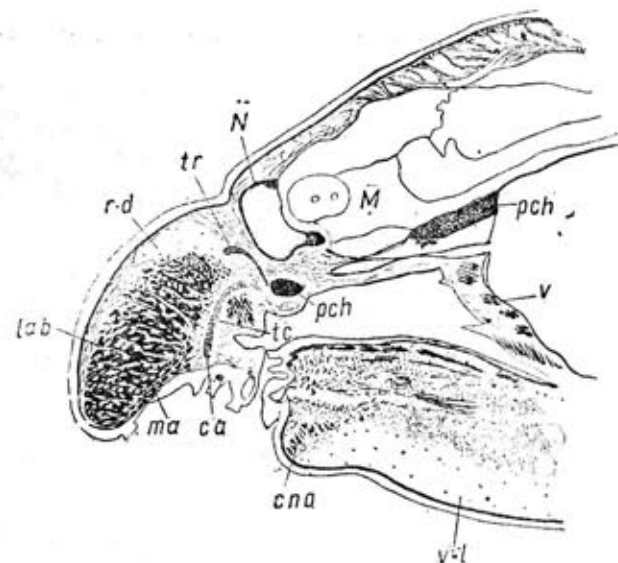


Рис. 2. Стадія D. Передзяброва ділянка (сагітальний розріз).

розміщена густа сітка розгалужених торочок, які затримують сторонні часточки, що можуть потрапити з водою до зябрової порожнини.

Для зручності опису весь процес перетворення ми поділили умовно на ряд стадій: А—L (Балабай, 1946, 1948а, 1948б), які зовні

відрізняються за характером ротового отвору, розміром очей, формою зовнішніх зябрових отворів, ступенем розростання преназальної частини голови і ін. У дальшому викладі ми будемо посила-тися на ці стадії.

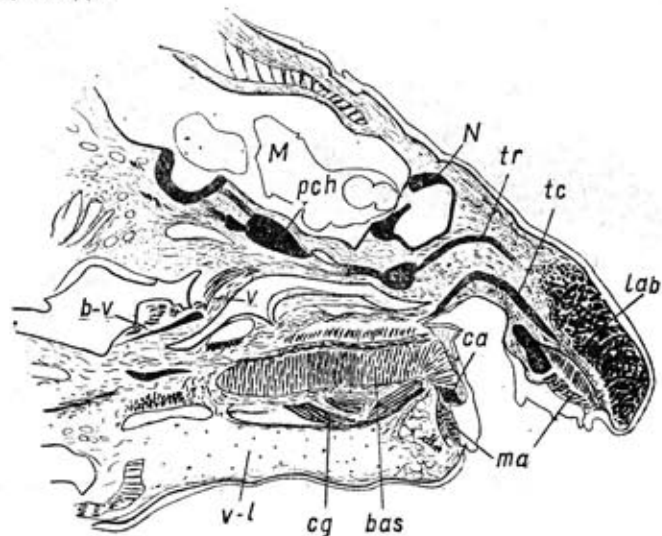


Рис. 3. Стадія Е. Передзяброва ділянка (сагітальний розріз)

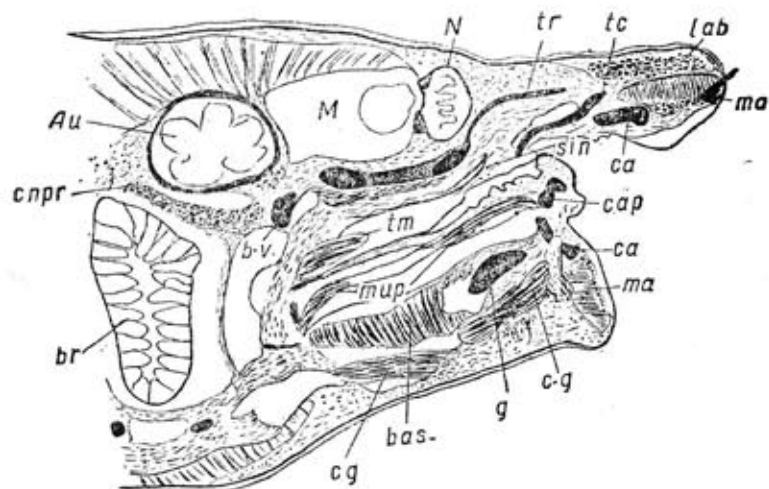


Рис. 4. Стадія Г. Передзяброва ділянка (сагітальний розріз).

Перші вияви метаморфозу у передзябровій ділянці можна ба-чати на стадії В (рис. 7).

На цій стадії у бічних стінках ротової порожнини та у верхній губі починає скупчуватися недиференційована сполучна тканина ти-

пу мезенхіми, яка поширюється між скелетними і мускульними еле-ментами, а частково заходить також і в окремі мускули. Внаслідок цього згадані стінки, а частково і губа помітно потовщуються. Осо-бливо потовщується вентральна стінка ротової порожнини (рис. 6, 7)

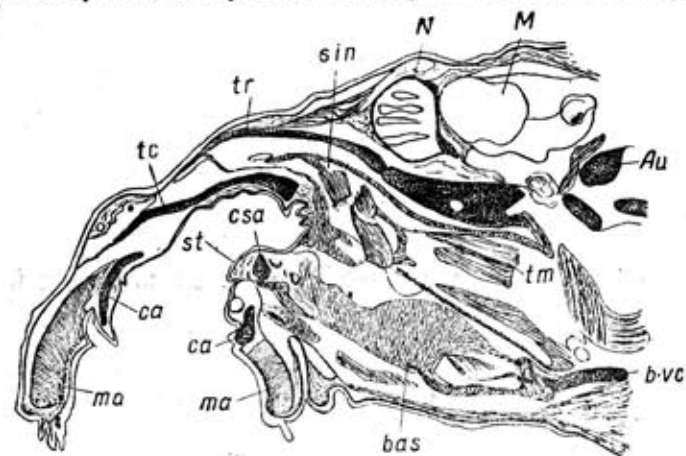


Рис. 5. Імаго. Передзяброва ділянка (сагітальний розріз).

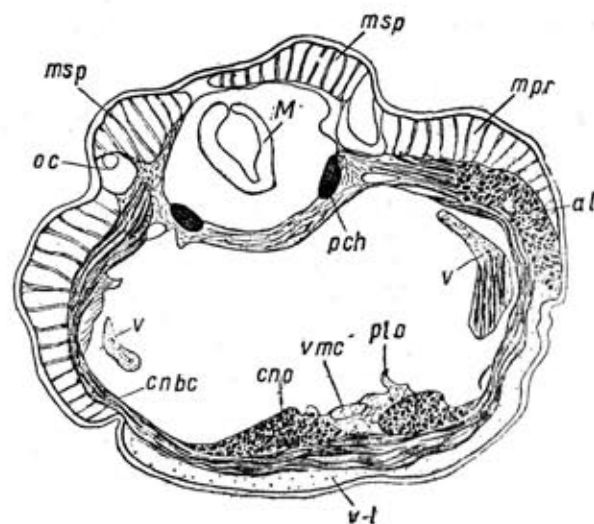


Рис. 6. Амоцет. Передзяброва ділянка (поперечний розріз).

Разом з цим починається дегенерація мускулатури стінок і губи і слизохрящового скелета. В стінках дегенерують головним чином дорзальні частини передзябрових констрикторів (*m. constrictor buc-calis* і *px. constrictor oris* (рис. 7). При дегенерації слизохрящового скелета дегенерують дорзальні частини вентро-латеральної пластин-

ки та навколоротова і підвушна дужки (докладніше про це див. Балабай, 19486\*).

Не можна, проте, думати, що скупчення сполучної тканини є результатом тільки зазначених процесів гістолізу, бо кількість цієї тканини не відповідає ступеню гістолітичних процесів: ці процеси тільки починаються, а сполучна тканина уже щільно виповнює стінки передзябрової ділянки.

Паралельно з початком процесів гістолізу починають формуватися й імагінальні елементи. Це стосується поки що скелета, в якому видно (у вигляді згущень мезенхіми і прохондральної тканини) закладку передзябрової і підочної дужок сформованої міноги. У сильно потовщеній вентральній стінці видно першу закладку «слинних» залоз міноги (рис. 7, *gl*).

Велюм на цій стадії також товстішає і скорочується в латеро-медіальному напрямі (в основному за рахунок зменшення дистальної частини кожної стулки).

Зазначені процеси гістолізу і новоутворення відбуваються і на стадії С.

На стадії D у дуже потовщених бічних стінках зберігаються тільки невеликі залишки передзябрової мускулатури (рис. 2, 8). Замість неї виразно виступає закладка основного імагінального мускула цієї ділянки (*m. basilaris*) (рис. 8, *bas*). У вісцеральному скелеті з личинкових елементів зберігається лише невеликий залишок підвушної дужки і дуже «набряклі» (гістологічно змінені) частини вентролатеральної і росто-дорзальної пластинок (рис. 2, *v-l*, *r-d*). Разом з тим у цьому скелеті в більшій чи меншій мірі формуються вже всі імагінальні елементи, хоч розміри їх, форма і взаєморозташування часом досить ще відмінні від дефінітивного стану (Балабай, 19486).

У сильно потовщеній вентральній стінці розвиваються скелет і основні мускули «язикової» системи (рис. 8, *g*, *tdn*, *cg*, *m-ap*).

Верхня губа (рис. 2) сильно товстішає і скорочується в передньо-задньому і бічних напрямках, але зберігає ще основну частину своєї мускулатури (*m. labialis*, *lab*) і свою форму.

Розміри велюма порівнюючи з амоцетом зменшуються майже вдвоє, що відбувається в основному за рахунок дистальної частини кожної стулки. Згідно із спостереженнями над живими метаморфозуючими амоцетами можна думати, що на цій стадії велюм уже не відіграє помітної ролі в проштовхуванні води крізь дихальний апарат.

Цікаві зміни відбуваються в торочках навколо ротового отвору. Ці торочки починають дегенерувати вже з перших стадій метаморфозу. Але одна з них, що розміщена у вентральній частині ротового

\* Ця робота вийшла одночасно з роботою Йонельса (1948). Наведені в роботі Йонельса дані в значній мірі збігаються з нашими даними. Проте Йонельс, якому наші роботи ще не були відомі, дискутує з даними однієї з попередніх наших робіт (Балабай, 19356), в якій в дуже обережній формі подані наслідки попередніх спостережень над метаморфозом.

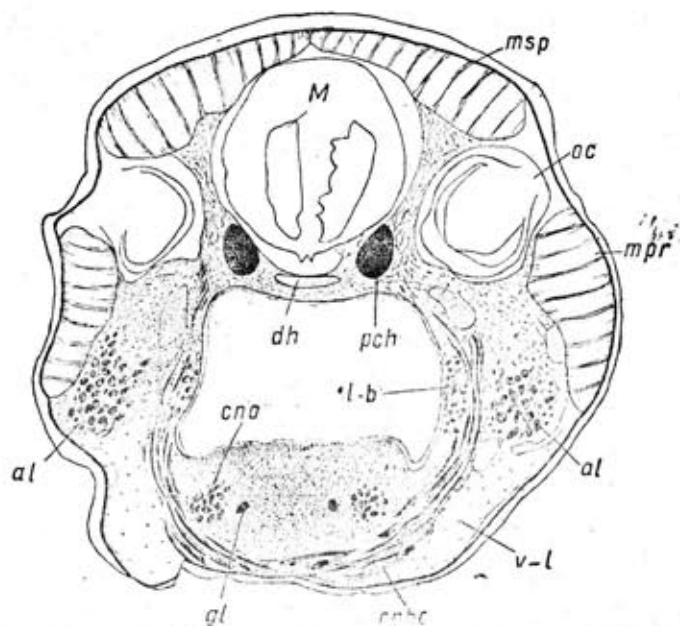


Рис. 7. Стадія B. Передзяброва ділянка (поперечний розріз)

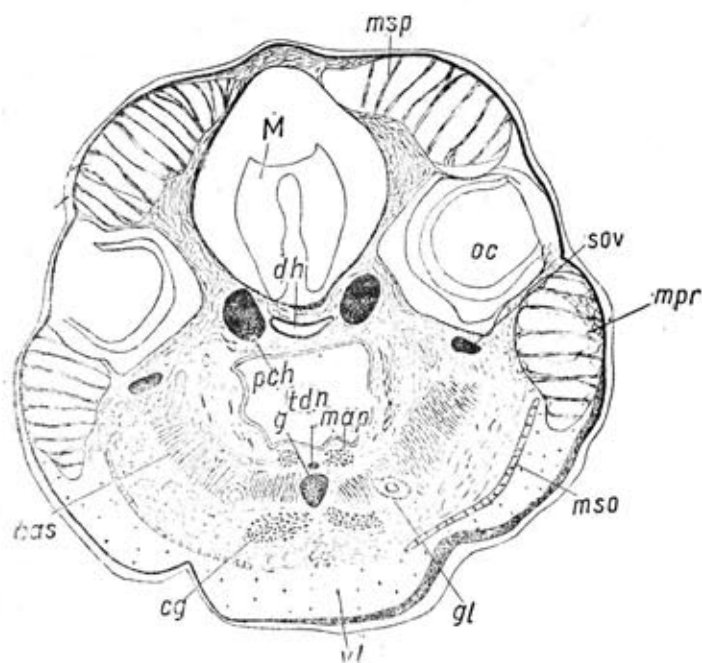


Рис. 8. Стадія D. Передзяброва ділянка (поперечний розріз)

отвору і має найбільші розміри («центральна торочка»), після дедиференціювання її тканин починає перетворюватися на дволопате-вий орган з поперечно витягнутим в середині хрящем. У цьому органі на даній стадії легко впізнати зачаток «язика» міноги.

На наступній стадії — стадії Е — формування імагінальних структур помітно прогресує (рис. 3).

У передзубровій мускулатурі мускули стінок ротової порожнини розвиваються сильніше, замінюючи скупчення мезенхіми (рис. 7, 8).

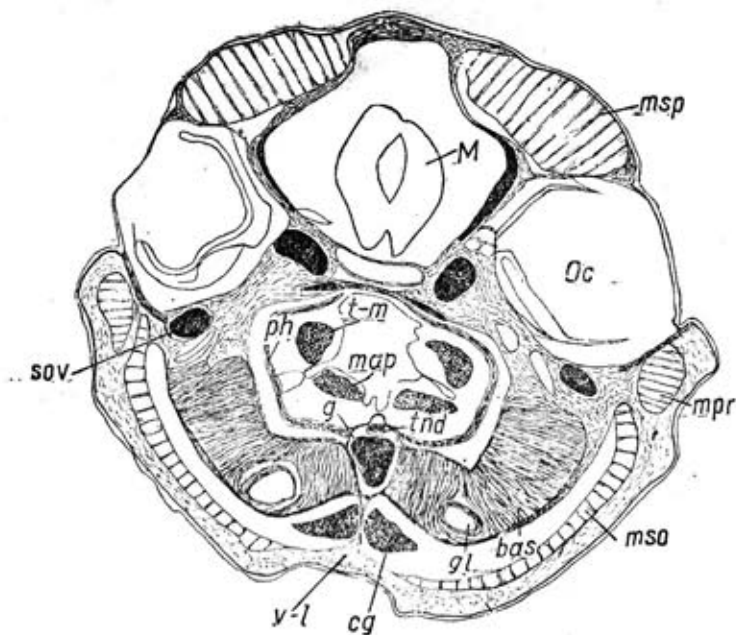


Рис. 9. Стадія G. Передзуброва ділянка (поперечний розріз).

Імагінальні скелетні елементи набувають виразної окресленості і від сформованих елементів скелета відрізняються лише дещо іншим положенням і більшою скупченістю (стиснутістю) свого розташування. У верхній губі починає інтенсивно дегенерувати *m. labialis* (рис. 3, *lab*), а замість нього помітно розвивається кільцевий хрящ і йде закладання *m. annularis* (рис. 3, *ca*, *ma*).

Велюм зменшується до розмірів невеликого клапана; з цього часу він уже не може відігравати ніякої ролі в проштовхуванні води крізь дихальний апарат. У стулках велюма формується імагінальний веллярний скелет.

На дальших стадіях кількість сполучної тканини все більше зменшується, а розвивається імагінальна скелетно-мускульна система. Помітна кількість сполучної тканини спостерігається ще на стадії G в дорзальних частинах бічних стінок (рис. 9), далі сполучна тканина поступово зникає. На стадії G сформується в основ-

них рисах уже вся скелетно-мускульна система ротового апарата імаго (рис. 4, 9). Особливо прогресує розвиток мускулатури стінок ротового апарата. Зникають рештки слизохрящової тканини передзубрового скелета (рис. 9, *v-l*).

У верхній губі продовжує досить інтенсивно дегенерувати *m. labialis* і триває розвиток кільцевого хряща і кільцевого мускула (рис. 4). Внаслідок цього характер країв ротового отвору дуже змінюється: обриси верхньої губи остаточно зникають і починає формуватися ротова лійка імаго (рис. 4). Залишки *m. labialis* спостерігаються в останній раз на стадії H. На стадії G сформується в основному і «язик» та його скелетно-мускульна система.

На стадії H—L остаточно сформується («відшліфовується» в деталях) структура ротового апарата імаго, а також розростається в довжину вся преназальна ділянка голови, особливо дорзальна її стінка (рис. 5). В результаті цього ротова лійка відсувається на значну віддаль від назо-гіпофізарного отвору і утворюється видовжена (каналоподібна) ротова порожнина дорослої міноги, яка пристосована до смоктальних рухів. Хрящі імагінального скелета при цьому помітно розсуваються і набувають дефінітивного положення (Балабай, 1948б).

На стінках ротової лійки і на язичку розвиваються зуби (рис. 5), які у цілком сформованій міноги роговіють і забарвлюються в жовтуватокоричневий колір. Так закінчується процес перетворення передзубрової ділянки.

З усього сказаного вище видно, що під час метаморфозу всі личинкові структури передзубрової ділянки дегенерують (подекуди зберігаються тільки їх покриви), а імагінальні структури розвиваються з недиференційованої, в тому числі і дедиференційованої, сполучної тканини як новоутворення.

В цьому відношенні наші дані збігаються з даними Третьякова (1929), Дама (1935), Йонельса (1948)\* та ін. і становлять значний інтерес у зв'язку з оцінкою морфологічного значення передзубрових структур амоцета.

Слід ще відзначити, що хоч всі личинкові структури і дедиференціюються під час метаморфозу, але цей процес відбувається не відразу, як це уявляв собі Бужор (3—4 дні), і що паралельно з ним уже на перших трьох стадіях метаморфозу починається процес формування імагінальних структур. Отже, обидва ці процеси відбуваються паралельно. Цим, очевидно, забезпечується життєдіяльність тварини, хоч певний період депресії, зокрема припинення харчування, має місце під час перетворення, особливо на середніх його стадіях. Ці процеси звертають на себе увагу у зв'язку з міркуваннями Дама, який також підкреслює бурхливість метаморфозу в амоцета.

\* Відомості Дама і Йонельса про подвійне походження імагінальних хрящів — одних з дедиференційованого слизового хряща, а інші із звичайної сполучної тканини — не мають принципового значення, бо в обох випадках ці хрящі виникають як новоутворення із сполучної тканини. Джерела ж походження цієї тканини різні, залежно від структур, що були розміщені на відповідних місцях у личинки.

## Метаморфоз зябрової ділянки вісцерального апарата міноги

Якщо метаморфозові передзябрової ділянки було присвячено кілька досліджень попередніх авторів, то зябрової ділянки коротко торкнувся тільки Нестлер. Через це головну увагу в цій статті ми звертаємо саме на зябровий апарат.

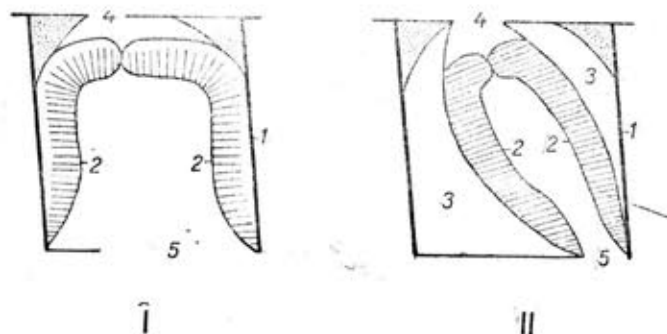


Рис. 10. Зябровий мішок амоцета (I) і міноги (II) (схема).  
1 — зяброва перетинка; 2 — зябровий листочок; 3 — навколо-зябровий синус; 4 — зовнішній зябровий отвір; 5 — внутрішній зябровий отвір.

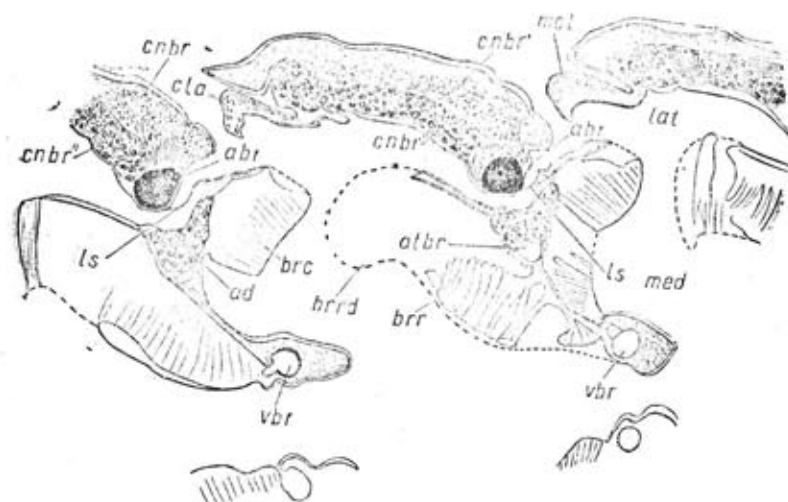


Рис. 11. Амоцет. Зяброва ділянка (фронтальний розріз).

У амоцета (рис. 11, 17) цей апарат складається з ряду зябрових мішків, сполучених з центральною частиною зябрової порожнини, яка разом з тим частково виконує функції стравоходу (рис. 10)\*. Проміжки між зябровими мішками являють собою зяброві перетинки, що утворюють зяброві листочки. В кожній зябровій перетинці є зяброва дуга (сполучена із сусідніми дугами поздовжніми комісу-

\* Докладний опис зябрового апарата амоцета див. Балабай, 1935а.

рами) і два мускули: констриктор і аддуктор (рис. 11, *cnbr*, *ad*). Проте ці мускули виразно відокремлені один від одного лише в середніх своїх частинах (на рівні зовнішніх зябрових отворів), в дорзальному ж і вентральному напрямках вони поступово зближуються і, нарешті, зливаються один з одним. Відповідно до цього в самій зябровій перетинці на рівні зовнішніх зябрових отворів можна розрізнити латеральну і медіальну частини, що сполучені між собою тоненькою пластинчастою частиною (рис. 11, *ls*); цей поділ у дорзальному і вентральному напрямі зникає.

Зяброві листочки в кожному зябровому мішку на передній і задній стінці його дещо відмінні за своєю формою (рис. 11): на передній стінці вони мають форму букви S (*brr*), а на задній — серповидну форму (*brc*).

Своїми латеральними кінцями листочки обох стінок стикаються один з одним і утворюють ніби перетинку, яка поділяє порожнину мішка на латеральну і медіальну частини; це має велике значення для забезпечення якнайкращого обмивання водою зябрових листочків під час дихання (Балабай, 1935а).

З дорзального і вентрального боків у зяброву порожнину амоцета виступають поздовжні згортки (рис. 17, *pld*, *plv*), які з'єднують медіальні краї зябрових перетинок. Уздовж цих згорток, а також медіальних країв перетинок проходять миготливі рівчачки, система яких утворює пристосування для захоплення їжі у вигляді дрібних часточок.

Зяброва порожнина відокремлена від передзябрової велюмом, про організацію якого вже згадувалося вище.

Вода, що через рот попадає до зябрової порожнини під час вдиху, виходить звідти під час видиху через зовнішні зяброві отвори. Останні мають клапани, які пасивно закривають отвори при розширенні зябрового апарата і відкривають їх при його стискуванні. В клапанах і в стінках отворів є власна мускулатура, яка закриває ці отвори під час викидання води із зябрової порожнини через рот (Балабай, 1935а).

Метаморфоз у зябровому апараті настає раніше з'явлення зовнішніх ознак цього процесу (стадія А). Він проявляється в розширенні кровоносних судин і у з'явленні в різних частинах зябрових перетинок невеликих кров'яних лакун.

На дальшій стадії перетворення (В) (рис. 12, 18, *lac*) збільшуються кількість і розмір лакун, крім того, з'являється значна кількість недиференційованої сполучної тканини, що скупчується в різних частинах перетинок. Внаслідок цього перетинки помітно товстішають, особливо в тих частинах, що сполучають латеральну і медіальну половини кожної перетинки, які в амоцета мають характер тоненьких плівок (рис. 11, 12). Разом з тим мускули набувають дещо дегенерованого характеру: волокна їх стискаються (ніби зморщуються), а між пучки волокон заходить сполучна тканина і подекуди кров.

Значне скупчення сполучної тканини спостерігається також у дорзальній і вентральній поздовжніх згортках, внаслідок чого ці згортки також помітно товстішають (рис. 18, *pld*, *plv*).

Зяброві листочки передньої стінки кожного зябрового мішка зменшуються в розмірах за рахунок своїх латеральних кінців, які зазнають дегенеративних змін.

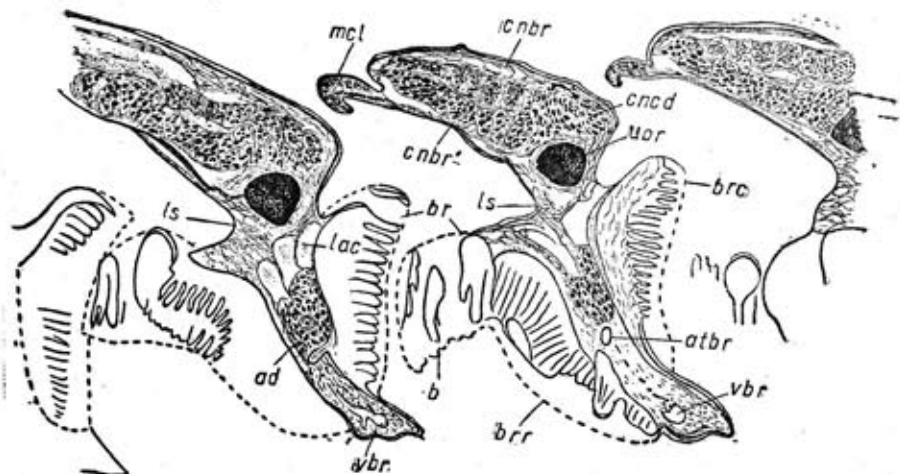


Рис. 12. Стадія В. Зяброва ділянка (фронтальний розріз).

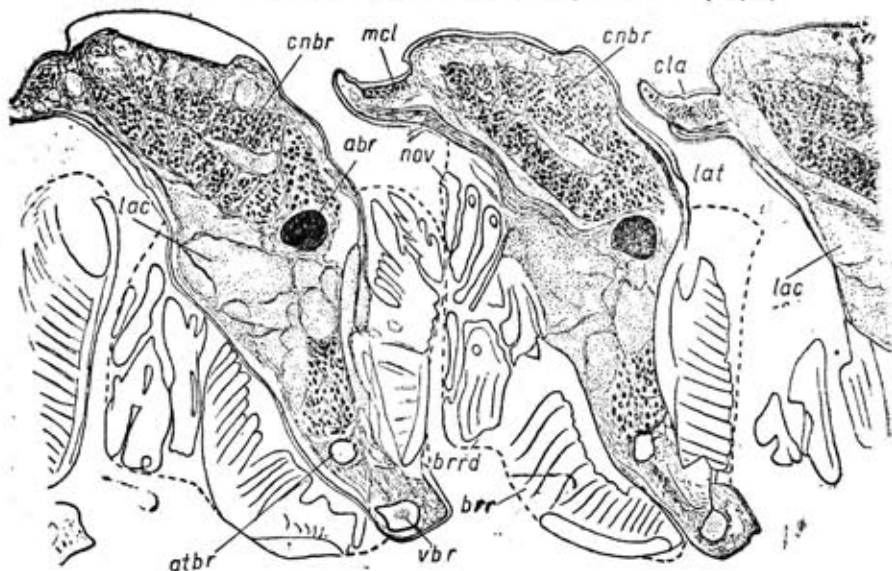


Рис. 13. Стадія С. Зяброва ділянка (фронтальний розріз).

На дальшій стадії (С) (рис. 13) зяброві перетинки ще більше збагачуються на кров (*lac*), внаслідок чого вони набрякають. На фронтальному розрізі зяброві перетинки набувають трикутної форми. Покриви перетинок разом із зябровими листочками, які вони утворюють, кров'ю і сполучною тканиною відсуваються від внут-

рішніх частин перетинок (зябрових дуг, мускулатури і ін.) і зближуються одні з одними, особливо в латеральних частинах мішків.

Основні структурні співвідношення в зябровому апараті починають змінюватись у напрямі утворення зябрових мішків, відокремлених від зябрових перетинок (рис. 10). Особливо виразно проявляються ці зміни на стадії Е (рис. 14).

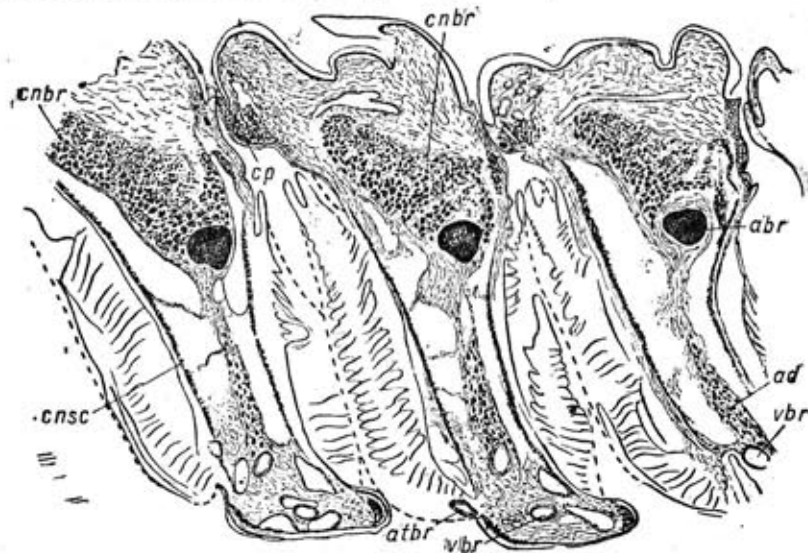


Рис. 14. Стадія Е. Зяброва ділянка (фронтальний розріз).

Внаслідок розростання в передньо-задньому напрямі медіальних країв перетинок, що відбувається на цій стадії, стінки зябрових мішків відсуваються від внутрішніх частин перетинок не тільки в латеральних і середніх частинах останніх, але і в медіальних їх частинах. Зяброві перетинки набувають чотирикутної форми і разом із зябровими мішками починають набувати конфігурації, властивої дорослій формі.

Цікаві зміни відбуваються в будові зябрових листочків. Латеральний кінець кожного листочка передньої стінки зябрового мішка продовжує дегенерувати, але назовні (латерально) від цього кінця розвивається нова частина листочка (рис. 13, *nov*), яка і стає тепер латеральним кінцем листочка. Завдяки цьому листочок видовжується в латеральному напрямі.

Завдяки потовщенню медіальних країв зябрових перетинок утворюються звужені внутрішні зяброві отвори. Це знов-таки особливо виразно проявляється, починаючи із стадії Е\*.

Значні зміни відбуваються в організації зовнішніх зябрових отворів: починаючи з стадії С, в їх клапани заходить сполучна тка-

\* Нагадуємо, що саме з цієї стадії починається інтенсивне формування імагінальних структур і в передзябровій ділянці.



нина, яка спричиняє потовщення проксимальних частин цих клапанів. Ці частини починають зливатися з краями отворів, до яких вони прикріплюються. У дистальних частинах клапанів, навпаки,

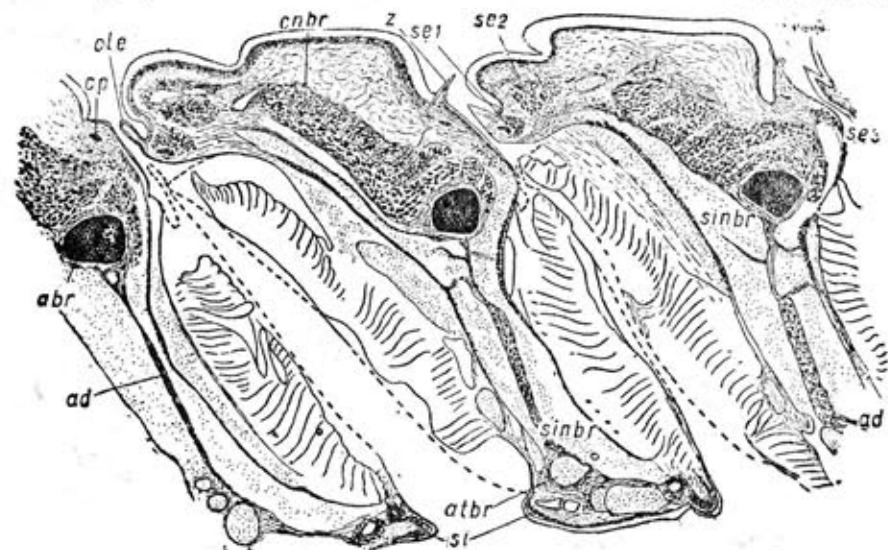


Рис. 15. Стадія G. Зяброва ділянка (фронтальний розріз).

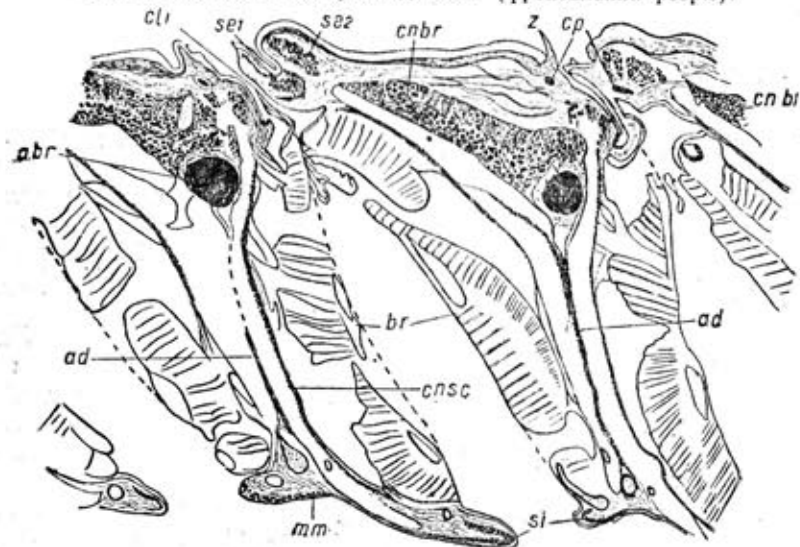


Рис. 16. Імаго. Зяброва ділянка (фронтальний розріз).

дегенерує мускулатура, і вони набувають плівчастого характеру (рис. 15, 17, 18). На стадії E цей процес перебудови клапанів закінчується: проксимальні їх частини цілком зливаються з краями отворів, а дистальні частини перетворюються на плівчасті «зовніш-

ні» клапани зовнішніх зябрових ходів міноги. Ці клапани, вільно коливаючись назовні і всередину ходів, пропускають воду в обох напрямках (Балабай, 1935а). Таке надходження води до зябрової порожнини не тільки через ротовий отвір, але й через зовнішні зяброві отвори можна спостерігати на живих метаморфозуючих амоцетах, починаючи із стадій D—E.

У стінках зовнішнього зябрового ходу розвивається нова спеціальна мускулатура: в передній стінці за рахунок мускулатури клапана амоцета, а в задній за рахунок суміжної частини м констриктора. Крім того, в стінах ходів, починаючи із стадії D, формуються кільцеві хрящики ходів. Зрештою латеральні кінці зябрових листочків, розміщених на рівні зовнішнього зябрового отвору, на стадії E подвоюються і починають утворювати «внутрішні» клапани зовнішнього зябрового ходу.

Так на стадіях С—Е формуються основні риси зовнішніх зябрових ходів дорослої міноги, які мають важливе значення у зв'язку із смоктальною функцією ротового апарату цієї форми. Здатність ходів пропускати під час дихання воду в зяброву порожнину (єдиний випадок серед хребетних) робить дихальний апарат незалежним від травної системи і забезпечує нормальне функціонування його під час живлення тварини (коли ротовий отвір закривається у зв'язку з присмоктуванням, а травним каналом проходять рідкі і напіврідкі продукти харчування).

Цікаві зміни відбуваються на стадії D в дорзальній поздовжній згортці, що виступає в зяброву порожнину (рис. 17—19, *pld*). Протягом попередніх стадій ця згортка дуже потовстішала (рис. 18, *pld*), а на розглядуваній стадії її епітелій вростає по середній лінії в масу сполучної тканини і утворює поздовжній епітеліальний шнур, який на поперечному розрізі має вигляд півмісяця (рис. 19, *oes*). Це зачаток імагінального стравоходу.

На стадії E можна спостерігати ще й такі зміни зябрового апарата. 1. У амоцета і на перших стадіях перетворення мускули аддуктори мали характер більш-менш округлих на поперечному перерізі пучків (рис. 11—13, *ad*). Починаючи з стадії E, ці мускули виводжуються в латеро-медіальному напрямі і набувають стрічкуватої будови (рис. 14, *ad*). 2. Заново формуються констриктори зябрових мішків, що безпосередньо зв'язані із стінками зябрових мішків (рис. 14, *cnsc*). 3. Починають розвиватися сфінктери внутрішніх зябрових отворів (рис. 14, 15, *si*).

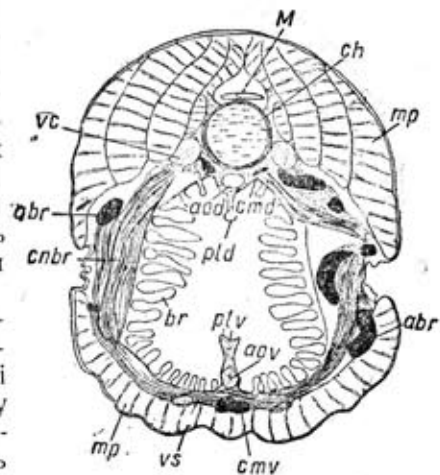


Рис. 17. Амоцет. Зяброва ділянка (поперечний розріз).

Отже, на цій стадії виявляються вже всі ознаки дихального апарата імагінальної форми. На наступних стадіях ці ознаки набувають лише дальшого розвитку.

На стадіях F—H медіальні краї перетинок розростаються в передньо-задньому напрямі, що призводить до дальшого звуження внутрішніх зябрових отворів. По краях останніх сильніше розвиваються сфінктери, складені з гладенької мускулатури (*si*). У зябрових перетинках змешується кількість сполучної тканини і розвиваються великі навколозьяброві кров'яні синуси (*sinbr*). Аддуктори перетворюються на тоненькі стрічковаті мускули міжзьябрових перетинок (*ad*). Остаточно сформовуються пристосування зовнішніх зябрових ходів (рис. 15, 16)

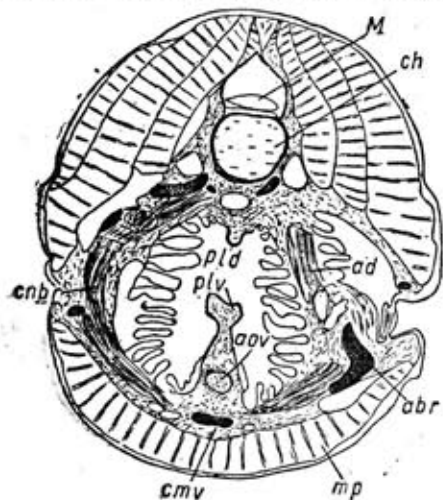


Рис. 18. Стадія В. Зяброва ділянка (поперечний розріз).

кількість їх збільшується (можливо, що це зумовлює більшу міць цих мускулів).

На прикінцевих стадіях метаморфозу (I, K, L) відбуваються в основному лише зміни в зачатку імагінального стравоходу. На стадії I в ньому розвивається ряд поздовжніх лопатей. На стадії K в цьому епітеліальному шнурі з'являються (в каудальній його частині) перші порожнини, які на стадії L поширюються і на передню частину зачатку. І лише в імаго розвивається дефінітивний стравохід.

З наведеного можна бачити, що метаморфоз зябрової частини вісцерального апарата відбувається в основному шляхом перебудови існуючих структур личинки (внаслідок розвитку кров'яних лакун, розростання зябрових перетинок, зміни форми мускулів і ін.). Процеси дегенерації і новоутворення хоч і мають місце, але головними є процеси перебудови. Отже, в цій частині вісцерального апарата структури імаго розвиваються на базі личинкових структур, як дальше їх ускладнення, і лише в незначній мірі доповнюються деякими процесами дегенерації (система миготливих ривчачків, латеральні кінці зябрових листочків, частина мускулатури клапанів зовнішніх зябрових ходів), і новоутворення (констриктори зябрових мішків, сфінктери внутрішніх зябрових ходів, деякі при-

стосування зовнішніх зябрових ходів). У цьому полягає головна відміна метаморфозу зябрової ділянки вісцерального апарата амоцета від передзьябрової, яка була розглянута нами вище.

Разом з тим це дає підстави вважати, що будова розглядуваних ділянок у амоцета має не однаковий морфологічний характер: в передзьябровій ділянці вона має вторинний, личинковий характер, а в зябровій (порівнюючи із сформованою міногою) — більш первісний, примітивний.

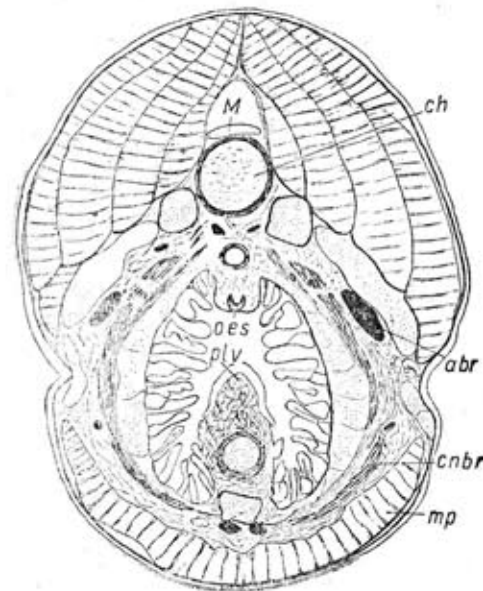


Рис. 19. Стадія D. Зяброва ділянка (поперечний розріз).

Проміжне положення займає, можна думати, велюм. Його будова (у вигляді двостулкового клапана) в загальних рисах зберігається і в личинки, і в дорослої міноги. Але в личинки ця будова ускладнена ще рядом інших структур, які зникають під час перетворення. Проте на всіх цих питаннях ми докладніше зупинимося в наступній нашій роботі.

#### ЛІТЕРАТУРА

1. П. П. Балабай, Апарат дихання у Cyclostomata, Труды Інституту зоології АН УРСР, т. III, 1935а.
2. П. П. Балабай, До морфологічної характеристики передзьябрової ділянки вісцерального апарата у петромізонтид, там же.
3. П. П. Балабай, Метаморфоз вісцерального апарата міноги, ДАН СССР, LIII, 8, 1946.
4. П. П. Балабай, Про час та перебіг метаморфозу в *Lampetra mariae* Berg, Труды Інституту зоології, т. I, 1948а.
5. П. П. Балабай, К вопросу о замещении слизистохрящевой ткани дефинитивным хрящем в онтогенезе міноги, Зоолог. журнал, XXVII, 3, 1948б.

6. H. Damas, Contribution à l'étude de la métamorphose de la tête de la Lamproi, Arch. biol., XLVI, 1935.

7. A. I. Johnels, On the development and morphology of the skeleton of the head of Petromyzon, Acta Zool., XXIX, 1949.

8. D. Tretjakoff, Die schleimknorpeligen Bestandteile im Kopfskelett von Ammonoetes, Zeit. wiss. Zool., 133, 3/4, 1929.

ПОЯСНЕННЯ ДО РИСУНКІВ 1—9 ТА 11—19

<i>abr</i> — зяброва дуга;	<i>ls</i> — стоншена частина зябро-
<i>ad</i> — м. аддуктор;	вої перетинки амоцета;
<i>aod</i> — дорзальна аорта;	<i>M</i> — центральна нервова си-
<i>aov</i> — вентральна аорта;	стема;
<i>apo</i> — навколоротова слизохря-	<i>ma</i> — кільцевий мускул;
щова дужка;	<i>md</i> — мускул міжзябрової пе-
<i>albr</i> — зяброва артерія;	ретинки (діафрагми);
<i>Au</i> — слухова капсула;	<i>mp</i> — м'язи тулуба;
<i>bas</i> — m. basilaris;	<i>mv</i> — м'язи вельюма;
<i>br</i> — зябровий листочок;	<i>N</i> — нюхальна капсула;
<i>brc</i> — зяброві листочки задньої	<i>nov</i> — новоутворена частина
стілки зябрового міш-	зябрового листочка;
ка;	<i>oc</i> — око;
<i>brr</i> — листочки передньої стін-	<i>oes</i> — імагінальний стравохід;
ки зябрового мішка;	<i>pch</i> — парахордалії;
<i>ca</i> — кільцевий хрящ;	<i>sbr</i> — зябровий мішок;
<i>ch</i> — хорда;	<i>se</i> — мускул (сфінктер) зов-
<i>cg</i> — m. sorulo—glossus;	нішнього зябрового
<i>cla</i> — клапан зовнішнього зя-	ходу міноги;
брового отвору амо-	<i>st</i> — мускул (сфінктер) внут-
цета;	рішнього зябрового хо-
<i>cle</i> — зовнішній клапан зов-	ду міноги;
нішнього зябрового	<i>sin</i> — гідросинус міноги;
отвору міноги;	<i>sinbr</i> — навколозябровий синус
<i>cli</i> — внутрішній клапан того	міноги;
самого отвору;	<i>st</i> — «язик» міноги;
<i>cn bc</i> — m. constrictor buccalis;	<i>t</i> — торочки навколо рото-
<i>cn br</i> — констриктор зябрового	вого отвору амоцета;
апарата;	<i>pld</i> — дорзальна поздовжня
<i>cno</i> — m. constrictor oris;	згортка зябрового апа-
<i>cn pr</i> — m. constrictor prae-	рата амоцета;
branchialis;	<i>plv</i> — вентральна поздовжня
<i>cp</i> — хрящ зовнішнього зябро-	згортка зябрового апа-
вого отвору;	рата амоцета;
<i>din, dst</i> — зуби міноги;	<i>tnd</i> — сухожилок, m. cardio-
<i>f</i> — ривчачок позаду ротової	apicalis;
лійки, що відокремлює	<i>tm</i> — m. tecto—mandibularis;
її від решти ротового	<i>v</i> — вельюм;
апарата;	<i>vbr</i> — зяброва вена;
<i>gl</i> — ротова залоза міноги;	<i>z</i> — торочки навколо зовніш-
<i>lab</i> — m. labialis;	нього зябрового отво-
<i>lac</i> — кров'яні лакуни;	ру міноги.

ИЗУЧЕНИЕ МЕТАМОРФОЗА ВИСЦЕРАЛЬНОГО АППАРАТА МИНОГИ

П. П. Балабай

Резюме

Изучение метаморфоза миноги имеет значение для выяснения морфологического значения структур личинки миноги (пескоройки), организация которой учитывается многими авторами в построениях филогенетического порядка.

Настоящая работа основана на последовательном изучении метаморфоза украинской миноги, результаты которого частично были уже опубликованы (Балабай, 1946, 1948а, 1948б).

Нами установлено, что в преджаберной области амоцета (рис. 1—9) все личиночные структуры во время метаморфоза подвергаются гистолузу. Имагинальные элементы образуются из недифференцированной соединительной ткани, имеющей разное происхождение. Эти данные, в основном, соответствуют указаниям предыдущих авторов (Бужор, Дама, Йонельс) и дают основание думать, что структуры преджаберной области пескоройки представляют собой приспособления личиночного характера. Возникновение их можно поставить в связь с развитием мощного вельюма, находящегося в полости преджаберной области пескоройки и служащего у этой формы для продвижения (проталкивания) воды через жаберный аппарат.

В отличие от метаморфоза преджаберной области метаморфоз жаберной области заключается главным образом в перестройке личиночных структур. Большое значение здесь имеет отхождение («отлипание») покровов жаберных перегородок (вместе с жаберными лепестками) от внутренних частей перегородок, происходящее в результате скопления в перегородках крови и соединительной ткани. Оно ведет к образованию жаберных мешков, образованных от перегородок кровеносными синусами, что является одной из характерных черт организации миноги (рис. 10—19).

Значительно перестраиваются также наружные жаберные отверстия, получающие способность проводить воду не только из жаберной полости наружу (как у всех прочих позвоночных), но и в обратном направлении. Последнее обеспечивает возможность функционирования дыхательного аппарата во время питания миноги, когда рот ее закрыт в связи с присасыванием к добыче.

Процессы гистолуза и новообразования имеют второстепенное значение в метаморфозе жаберной области. В несколько большей мере они имеют место лишь в метаморфозе вельюма, превращающегося в небольшой клапан, регулирующий у миноги ток воды при дыхании через рот (гистолуз) и в развитии имагинального пищевода (новообразование).

Из сказанного видно, что жаберная область личинки миноги представляет собой исходную структуру для развития соответствую-

ющей области имаго, чем коренным образом отличается от преджаберной области. Вместе с тем отсюда вытекает предположение, что общее строение жаберной области у пескоройки имеет по сравнению с миногой более примитивный характер, унаследованный от отдаленных предков круглоротых. То же подтверждается сравнением личинки миноги с другими первичноводными позвоночными (рыбами, амфибиями) и низшими хордовыми. Обсуждение этого вопроса, однако, представляет собой содержание следующей нашей работы.

## ДО МОРФОЛОГІЧНОЇ ХАРАКТЕРИСТИКИ ЛИЧИНКИ МІНОГИ

*П. П. Балабай*

Одним з найважливіших теоретичних питань зоології є питання про історію розвитку — філогенез — тваринного світу. Роботи цього напрямку дають матеріал не тільки для розуміння самого філогенезу і загальних закономірностей еволюційного процесу, а й для вивчення таких важливих питань, як походження свійських тварин і людини.

Серед цих проблем важливе місце займає також питання про філогенез нижчих хребетних, зокрема групи безщелепних, які з'явилися першими із хребетних на землі і представники яких (круглороті) дожили до наших днів. Вивченню одного з моментів морфології групи безщелепних у зв'язку з їх філогенезом і присвячена ця робота.

Питання про філогенез безщелепних, яке здавна цікавить зоологів, зазнало тепер значних ускладнень. Після робіт ряду авторів першої чверті цього століття, які довели, що круглороті становлять окрему від щелепноротих, в багатьох відношеннях дуже примітивну, гілку хребетних тварин, філогенез цієї групи здавався в основному з'ясованим. Але роботи Стеншю (Stensio, 1927, 1932) знову ускладнили питання. Як відомо, Стеншю, виходячи з своїх досліджень над цефаласпідами, висунув твердження про походження сучасних круглоротих від викопних остракодерм, про вторинне зникнення в них кісткової тканини і про глибоку віддаленість міног від міксинових (Cephalaspidomorphi і Pteraspidomorphi). За Стеншю, сучасні круглороті являють собою дегенеровану групу, яка загубила добре розвинене кісткове вкриття своїх предків.

Здобуті Стеншю факти щодо будови цефаласпід були настільки разючі, що і його теоретичні висновки багатьма дослідниками прийняті без належної критичної оцінки. Почалася пора панування поглядів Стеншю, як колись панували в зоології погляди Дорна (щодо дегенерації циклостом).

Правда, не всі автори однаково ортодоксально прийняли погляди шведського дослідника. Особливо критично підійшли до них ра-

## ЗМІСТ

### Ботаніка

- ✓ К. А. Малиновський, Фенологія основних компонентів травостою біловусників субальпійського пояса Карпат і питання поясного використання пасовищ . . . . . 3
- Г. В. Козій, Ліннея північна (*Linnaea borealis* L.) в Радянських Карпатах . . . . . 21
- Г. В. Козій, Нові матеріали до вивчення четвертинної флори західного Поділля . . . . . 24

### Зоологія

- Я. В. Брицький, До вивчення тирогліфоїдних кліщів млинів і зернових складів . . . . . 33
- В. К. Фінаков, Вплив метеорологічних факторів на колорадського жука та матеріали до побудови прогнозу його розмноження . . . . . 43
- К. А. Татаринів, Л. К. Опалатенко, Екологія та господарське значення водяного жура у верхів'ях басейну Дністра . . . . . 52
- М. О. Макушенко, І. Д. Шнаревич, До поширення та екології деяких видів промислових звірів Чернівецької області . . . . . 77
- К. А. Татаринів, Шури звичайні у верхів'ях Дністра . . . . . 91
- В. М. Івасик, О. П. Кулаківська, До вивчення умов існування лососевих Закарпатської області УРСР . . . . . 101
- Ф. І. Страутман, М. П. Рудишин, До поширення сірійського дятла в південно-західних областях України . . . . . 117
- П. П. Балабай, Вивчення метаморфозу вісцерального апарата міноги . . . . . 120
- П. П. Балабай, До морфологічної характеристики личинки міноги . . . . . 139

### Палеозоологія

- С. П. Коцюбинський, Зуб іхтіозавра з крейдяних відкладів Вслино-Подільської плити . . . . . 158