

ІІІ

54
Н 54

АКАДЕМІЯ НАУК УКРАЇНСЬКОЇ РСР
ЛЬВІВСЬКИЙ НАУКОВИЙ ПРИРОДОЗНАВЧИЙ МУЗЕЙ

НАУКОВІ ЗАПИСКИ

Том III

Мачето _____ 1953 год

Окончено _____ 1954 год

на 760 ~~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

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-

дянські автори, зокрема Дерюгін (1928), Северцов (1939) і Обручев (1945, 1949). Радянські автори поставили під сумнів припущення про походження круглоротих від остракодерм. Ними висловлено твердження про необхідність визнання близької спорідненості між міногами і міксинними і про малу ймовірність вторинного зникнення кісткових утворень у сучасних циклостом.

І справді, абстрагуючись від фактичних даних Стеншью, нетрудно бачити недостатню обгрунтованість ряду його теоретичних положень. Насамперед, уже загальна концепція Стеншью про походження сучасних круглоротих від вимерлих остракодерм дуже нагадує намагання Гаскела та інших прихильників арахноїдної теорії походження хребетних вивести сучасних хребетних через цефаласпід від лімулусоподібних предків. Використання Стеншью рисунків Гаскела особливо підсилює це враження.

При докладнішому розгляді концепції Стеншью впадає в очі поверховість порівняння слизохрящових утворень амоцета і ендоскелета цефаласпід. Тимчасом саме це порівняння становить одну з основ концепції Стеншью. Порівняння міксин і птераспід базується у нього в основному на зовнішніх і вторинних ознаках (кінцеве положення нюхального отвору, один зовнішній зябровий отвір та ін.), які не виправдують себе при глибшому порівнянні обох груп (Обручев, 1945, 1949; Балабай, 1948б). Міркування Стеншью (1932) про назо-гіпофізарний комплекс у птераспід здаються цілком необгрунтованими (Обручев, 1949). Введення нектонної групи анаспід як проміжної між придонними цефаласпідами і групою сучасних круглоротих виглядає як вимушена спроба наблизити ці дві групи одну до одної і т. д.

Незважаючи на це, погляди Стеншью цілком критично ще не переглянуті, тому сучасна зоологічна і особливо палеонтологічна література знаходиться ще під їх значним впливом. А оскільки ряд окремих фактів в морфології безщелепних можна логічно пов'язати між собою, виходячи як з міркувань Стеншью, так і з даних його супротивників (зокрема, щодо еволюції скостенів), то проблема основного напрямку еволюції цієї групи і філогенетичних відношень всередині неї лишається в літературі не розв'язаною. Показовими в цьому відношенні є деякі нові роботи закордонних авторів, як-от: Дама (Damas, 1944), Йонельса (Johnels, 1948). Подаючи великий і детально опрацьований новий матеріал, ці автори неспроможні зробити скільки-небудь істотні висновки. Диспропорція між багатством матеріалу і обмеженістю їх висновків разюча.

Нас у цій роботі цікавить одне питання: питання про морфологічне значення організації личинки міноги — амоцета.

Виходячи з наявності в амоцета деяких безсумнівно примітивних ознак (наприклад, системи миготливих рівчачків), автори розглядають звичайно і всю організацію цієї форми як первинну і намагаються знайти в ній вказівки на організацію первісних форм круглоротих та на зв'язок останніх з іншими хордовими. Так, ще Дорн на підставі вивчення будови амоцета намагався встановити безпосередню спорідненість круглоротих з рибами, з одного боку,

і з нижчими хордовими, з другого, і розглядав цю личинку як один із ступенів на шляху дегенерації циклостом до ланцетника. Прихильники арахноїдної теорії походження хребетних (Гаскел і ін.) намагалися встановити через амоцета і вимерлих остракодерм зв'язок сучасних хребетних з лімулусоподібними предками. Стеншью (1927), подібно до Гаскела, намагається пов'язати будову амоцета з будовою цефаласпід (особливо щодо їх скелета) і знайти в цьому додаткові докази походження круглоротих від остракодерм. Бем (Böhm, 1934), порівнюючи амоцета з ланцетником, вбачає в молодій личинці міноги відтворення форми, вихідної і для циклостом і для гнатостом («Ampliosötoidea»). Ейерс (Ayers, 1921) використовує дані будови амоцета (велюм і ін.) в своїх міркуваннях щодо цефалогенезису хребетних.

Але всі ці автори приймали анцестральний характер організації амоцета як визнане, і жоден з них не спробував поставити питання: чи справді організація амоцета має такий примітивний характер?

У сучасних авторів, наприклад Дама (Damas, 1935), намічається тенденція цілком відкинути — без достатнього обгрунтування — значення організації амоцета для розв'язання філогенетичних проблем.

Отже, завданням даної роботи і було з'ясувати (з морфологічної точки зору) характер структурних і функціональних особливостей організації амоцета і визначити, в якій мірі їх можна урахувати у філогенетичних побудовах.

При цьому основна наша увага була звернута на вісцеральний апарат амоцета, в якому відміни між личинковою й імагінальною формами виявляються особливо виразно і якому був присвячений ряд попередніх наших досліджень (Балабай, 1935—1951).

Зяброва ділянка вісцерального апарата амоцета

Зяброва і передзяброва ділянки вісцерального апарата амоцета (рис. 1) вже при поверховому огляді чітко відрізняються одна від одної ступенем своєї диференціації. В той час як зяброва ділянка має складну систему зябрових листочків, добре розвинений зябровий скелет і мускулатуру, передзяброва ділянка являє собою коротку і широку тонкостінну трубку, в порожнині якої знаходиться велюм і яка, крім проведення води до зябер, не виконує більше ніякої функції.

За межу між цими ділянками можна вважати місце прикріплення велюма. Отже, до зябрової ділянки (до дихального апарата) треба віднести і бранхіомер іннервації VII нерва («гіоїдний» бранхіомер), який за аналогією з гнатостомами звичайно розглядають як перший передзябровий бранхіомер. Проте зазначена межа між ділянками є до певної міри умовною, бо велюм, який належить до «гіоїдного» бранхіомера і за своєю функцією становить невід'ємну частину дихального апарата, розміщується в порожнині передзябрової ділянки, а скелет «гіоїдного» бранхіомера доводиться розглядати як частину передзябрового слизохрящового скелета. Це впливає із спільності походження всього вісцерального апарата.

Розглядаючи власне зяброву ділянку, в ній можна відзначити структури двох порядків: близькі до структур сформованої міноги і відмінні від них. До перших належать система зябрових листочків, зябровий скелет і в значній мірі зяброва мускулатура.

Система зябрових листочків у личинки міноги, як і в дорослої форми, складається з первинних і вторинних листочків, будова і розміщення яких пристосовані до якнайкращого обмивання їх водою під час дихання.

Принцип цієї організації такий: первинні зяброві листочки однієї стінки зябрового мішка своїми розширеними латеральними кінцями

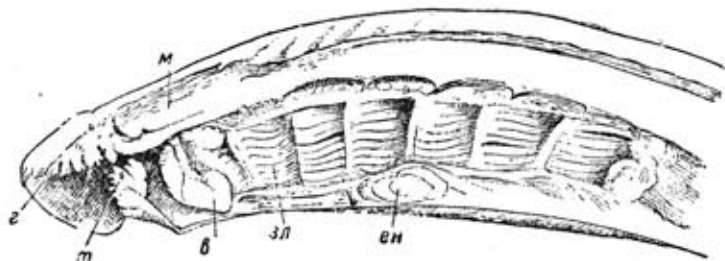


Рис. 1. Сабітальний розріз передньої частини тіла амоцета:
в — велюм; г — верхня губа; зл. — зяброві листочки; т — торопки навколо ротового отвору; ен — «ендостиль»; м — головний мозок.

стикаються з такими ж кінцями листочків другої стінки того самого мішка (рис. 2А, 2Б), внаслідок цього утворюється своєрідна перетинка, яка поділяє порожнину мішка на внутрішню (медіальну) і периферійну (латеральну) частини. Завдяки цій перетинці вода під час стискування мішка (в момент видиху) не може відразу вийти з його медіальної порожнини в латеральну, а потім назовні, а мусить шукати іншого шляху для виходу. Таким шляхом є щілини, які утворюються вздовж базального краю кожного первинного листочка внаслідок того, що вторинні зяброві листочки не цілком вкривають його поверхню; ці щілини відкриваються в периферійну частину порожнини мішка (рис. 2).

Під час стискування мішка вода проходить спочатку крізь густу сітку вторинних листочків в зазначені щілини, звідти потрапляє в периферійну частину мішка, а потім назовні. Цей принцип будови був уперше досліджений проф. Воскобойниковим (1931) у риб, а пізніше нами у круглоротих (Балабай, 1935а). Різниця між сформованою міногою і личинкою виявляється тут лише в деталях.

Зябровий скелет амоцета, головне значення якого полягає, слід гадати, в підтримуванні системи зябрових листочків, має таку саму будову, як і в дорослої міноги, за винятком передньої частини, де вентральні комісури відокремлені одна від одної і куди заходить задня частина вентро-латеральної пластинки.

Зяброва мускулатура амоцета, як і міноги, складається в основному з мускулів констрикторів, розміщених в бічній

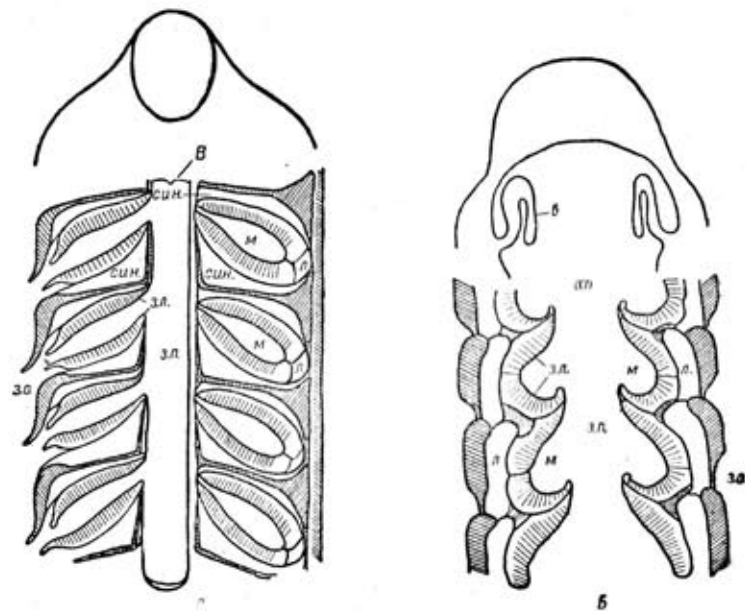
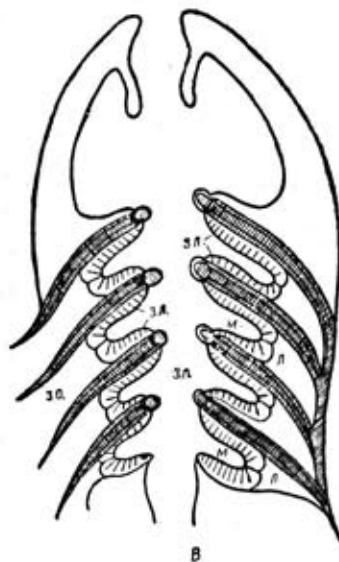


Рис. 2. Схема фронтального розрізу зябрового апарату міноги (А), амоцета (Б) та акули (В):

в — велюм; з. л. — зяброві листочки; з. о. — зовнішній зябровий отвір; з. л. — центральна частина зябрової порожнини; л — периферійна частина порожнини зябрового мішка; м — внутрішня частина тієї самої порожнини; с.м. — навколо-зябровий синус.



стілці зябрового апарату (Балабай, 1935а). В амоцета ці мускули трохи менше диференційовані, ніж у міноги, і мають відокремлені медіальні частини — так звані мускули аддуктори, — які у міноги

перетворюються на пластинчасті мускули міжзябрових перетинок (Балабай, 1954).

Отже, в амоцета в основному є вже сформована система зябрових листочків і скелетно-мускульна система зябрового апарата імагінальної форми. Проте амоцет відрізняється від міноги наявністю системи миготливих рівчачків у зябровій порожнині, загальним «планом» організації зябрового апарата, а також будовою та силою розвитку велюма.

Миготливі рівчачки в зябровій порожнині амоцета дуже нагадують собою відповідну систему рівчачків у нижчих хордат (ці рівчачки зумовлюють пасивний спосіб живлення тварини), що дає підстави вважати ці утворення гомологами (як це зробив ще Дорн) і припускати, що в амоцета вони збереглися від віддалених предків хребетних. Правда, спосіб живлення амоцета в деталях трохи відмінний від способу живлення нижчих хордових, бо харчові частки захоплюються не безпосередньо слизом рівчачків, а особливим слизовим шнуром, який знаходиться у зябровій порожнині (Балабай, 1951). Крім того, інтенсивність живлення в амоцета значно вища у зв'язку з енергійнішим проходженням води крізь зяброву порожнину під впливом зябрової мускулатури і велюма. Але це не змінює загального принципу способу живлення.

Дуже ймовірно, що такий спосіб живлення зберігається у амоцета внаслідок того, що він живе в ґрунті дна водойм, де, можна гадати, жили предки круглоротих і де такий спосіб найбільше відповідає умовам оточення та складові їжі*.

Зябровий апарат міноги складається із зябрових мішків торбинчастої будови (рис. 2). Вони відокремлені від зябрових перетинок, оточені кров'яними синусами і сполучаються з дихальною трубкою та із зовнішнім оточенням тільки вузькими ходами. Вся дихальна система відокремлена від травного каналу, чим забезпечується можливість одночасного функціонування як смоктального ротового апарата, так і дихальної системи. У зв'язку з цим в зовнішніх зябрових отворах розвинені спеціальні клапанні пристосування, які дозволяють воді не тільки виходити, але й заходити до зябрової порожнини цими отворами.

У амоцета жодної з цих ознак немає. Стінки зябрових мішків щільно зв'язані з зябровими перетинками, порожнини мішків сполучені з центральною частиною зябрової порожнини, яка об'єднана із стравоходом (рис. 2Б). Вода під час дихання проходить в напрямі від рота до зовнішніх зябрових отворів. Якщо в міноги можна вбачати справжні зяброві мішки або торбинки (звідси термін „*Margisprobranchii*»), то в амоцета існують тільки зяброві щілини.

Отже, організація зябрового апарата амоцета має виразно первинний характер. Про це свідчить наявність того самого типу

* За даними наших спостережень, ця їжа складається в основному з детриту; Крізер зазначає для неї, крім того, одноклітинні водорості і, зрідка, Protozoa.

організації і в риб (рис. 2В) та амфібій, а в принципі — і в нижчих хордових: щільний зв'язок дихального епітелію із зябровими перетинками, широке сполучення зябрових щілин із спільною горловою зябровою порожниною та ін. Про це свідчить також і раннє формування основних рис цієї організації в онтогенезі амоцета (рис. 3). Сформувавшись на початку розвитку, ця структура зберігається протягом усього життя личинки, і лише під час метаморфозу на її основі розвивається дихальний апарат дорослої міноги шляхом дальшого ускладнення структури амоцета і розвитку специфічних рис організації міноги («відлипання» стінок зябрових мішків від перетинок з утворенням кров'яних лакун, звуження внутрішніх і зовнішніх зябрових ходів, розвиток в останніх спеціальних клапанних пристосувань і ін.) (Балабай, 1946, 1954).

Цілком можливо, що збереження зазначеної організації зябрового апарата в амоцета пов'язано із збереженням примітивного способу живлення за допомогою миготливих рівчачків. За це говорить те, що розміщення і функція системи миготливих рівчачків можливі тільки в зябровому апараті типу амоцета. У спеціалізованому дихальному апараті сформованої міноги існування і діяння такої системи було б неможливе*.

Велюм амоцета відрізняється від велюма міноги своєю потужністю. Якщо у міноги велюм являє собою невеликий двостулковий клапан, який тільки регулює течію води під час дихання міноги ротом, то в амоцета він являє собою розвинений орган з досить сильною власною мускулатурою і слизохрящовим скелетом. Своїми рухами цей орган не тільки регулює течію води, але й активно сприяє її проходженню крізь зяброву порожнину (Балабай, 1935а). Дуже ясно виражена функція велюма у молодих амоцетів, зяброва мускулатура яких у спокійному стані іноді зовсім не працює і обмін води зумовлюється тільки рухами велюма.

Така роль велюма в амоцета пояснюється слабшим впливом зябрової мускулатури на об'єм зябрової порожнини. Нашими спостереженнями та експериментами (Балабай, 1935а) встановлено, що у міног периферична зяброва мускулатура (м. м. констриктори) стискує при скороченні не тільки зяброві мішки, але й дихальну трубку (центральну частину зябрової порожнини), яка є тут головним резервуаром для обміну води в дихальній порожнині. У амоцета ж зяброві констриктори стискають тільки найбільш периферичні частини мішків. Щодо глибших частин мішків і централь-

* Організація дихального апарата сформованої міноги виразно пов'язана з спеціалізацією ротового апарата цієї форми (Балабай, 1935а).



Рис. 3. Схематизований фронтальний розріз амоцета 23 днів (видно закладку зябрових мішків і зябрових перетинок між ними).

ної частини зябрової порожнини, то зяброві констриктори на них не впливають. Але цілком ясно, що при таких незначних змінах об'єму дихальної порожнини не може бути забезпечений належний обмін води у цій порожнині, а отже, і потрібна для організму тварин кількість кисню.

Цю недостатність діяння зябрової мускулатури і компенсує своїми рухами велюм. Крім того, просування води крізь зябровий апарат амоцета за допомогою велюма запобігає стискуванню і розширенню центральної частини зябрової порожнини, що, можна гадати, в свою чергу захищає систему миготливих ривчачків і слизовий тяз, який знаходиться у цій порожнині, від можливих порушень під час зміни її об'єму.

Отже, щодо прошовування води крізь зяброву порожнину велюм амоцета виконує таку ж саму функцію, як і миготливий епітелій нижчих хордових, але із значно більшою інтенсивністю, що відповідає більшим потребам цих вище організованих тварин у кисні і поживних речовинах.

Щодо морфологічного значення сильнішого розвитку велюма амоцета, то тут виникає питання, чи ця ознака успадкована від предків, чи є тільки утворенням личинкового характеру. Зважаючи на значну складність організації велюма амоцета, важко собі уявити, щоб така організація була вже властива віддаленим предкам круглоротих, а саме ця складність будови і функціональних властивостей і характерна для велюма типу амоцета. Важко також припустити, щоб у предків самої групи міногових був розвинений велюм типу амоцета, бо в цих форм повинні були уже функціонувати (хоч у зачатковому стані) пристосування до активного захоплення їжі: «язик», смоктальна мускулатура та інші характерні для даної групи ознаки. При наявності ж цих пристосувань функція і навіть розміщення велюма в ротовій порожнині були б неможливі. Припустити ж існування такого органу у ще більш віддалених (спільних для міног і міксинових) предків ще трудніше, бо велюм міксинових має досить відмінну будову від велюма міног і вивести його з велюма типу останніх, а тим більше із спеціалізованого велюма амоцета, навряд чи можливо (швидше можна було б припустити, що двостулковий велюм міног утворився з кільчастого велюма міксинових шляхом поділу останнього).

Отже, залишається, що сильний розвиток велюма в амоцета має личинковий характер. Можна думати, що на базі первинного двостулкового велюма предків міногових, який зберігається і тепер у сформованій міноги, розвинувся сильний велюм амоцета як личинкове пристосування до умов живлення і загальної організації зябрового апарата цієї форми.

Підсумовуючи висловлені вище міркування, можна сказати, що всі відміни організації зябрової ділянки амоцета, порівнюючи з міногою, безпосередньо чи посередньо пов'язані з життям амоцета в ґрунті дна водойм і пасивним живленням дрібними органічними часточками.

Передзяброва ділянка вісцерального апарата амоцета

Під передзябровою ділянкою ми розуміємо, як уже згадувалося, передню частину вісцерального апарата від місця прикріплення велюма. Ця ділянка являє собою коротку і широку тонкостінну трубку, що спереду відкривається ротовим отвором, над яким лежить верхня губа. В обширній порожнині цієї трубки («ротовій» порожнині) знаходиться велюм, стулки якого в спокійному стані досягають краю ротового отвору і за своєю формою точно відповідають формі порожнини. Стінки передзябрової ділянки складаються із слизохрящового скелета (рис. 5) і тонкого шару мускулатури (рис. 4). В онтогенезі вони розвиваються у стінках ротової заглибини ембріона, з дна якої, як відомо, утворюється велюм. Мускулатура передзябрової ділянки формується в онтогенезі досить рано, слизохрящовий же скелет відстає в своєму розвитку і закладається тоді, коли зябровий скелет майже цілком сформувався, а зяброві мускули диференціюються на констриктори і аддуктори.

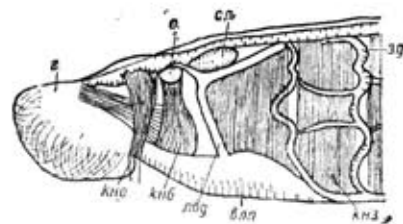


Рис. 4. Основна зяброва та передзяброва мускулатура амоцета: в.п. — вентро-латеральна пластинка; г — верхня губа; з.д. — зяброва дуга; кнб — m. constrictor buccalis; кнз. — m. constrictor branchialis; кнор. — m. constrictor oris; о. — око; пвд. — підвухна слизохрящова дужка; сл. — слухова капсула.

Проте як скелет, так і мускулатура передзябрової ділянки амоцета існують лише у личинки. З початком метаморфозу вони дегенерують і замінюються по-іншому побудованими імагінальними структурами. Зовсім іншою стає і функція передзябрової частини вісцерального апарата: в той час, як в амоцета вона утворює лише вмістище для велюма та проводить воду іззовні до зябрової порожнини, у міноги розвивається складно побудований смоктальний ротовий апарат, пристосований до напівпаразитичного, напівхижого живлення (Балабай, 1954).

Така історія розвитку передзябрової ділянки дає підстави вважати, що її будова в амоцета являє собою личинкове пристосування, яке виникає на базі передньої частини вісцеральної трубки. Щільний же зв'язок цієї ділянки з будовою і функцією велюма говорить за те, що її структури розвиваються у зв'язку з розвитком цього спеціалізованого органу амоцета, вмістище для якого вони утворюють.

Розглянемо ці структури докладніше.

Мускулатура передзябрової ділянки амоцета являє собою, як уже згадувалося, тонкий суцільний шар мускульних волокон з дорзо-вентральним напрямом проходження (рис. 4). В ньому можна відрізнити дві пари мускулів, розміщених послідовно один за одним: mm. constrictores buccalis et oris. Перша пара мускулів є мускулатурою стінок передзябрової (ротової) порожнини, а друга — мускулатурою країв ротового отвору. Подібність у розміщен-

ні, загальній будові та напрямі проходження волокон давала деяким авторам підставу гомодинамізувати ці мускули з мускулами зябрової ділянки і розрізняти на основі цього два передзяброві бранхіомери.

Подібну до певної міри думку висловлювали і ми в одній з наших попередніх робіт (Балабай, 1935б). Але новіші ембріологічні дослідження Клайдона (Claydon, 1938) і Дама (1944) показують, що вся передзяброва мускулатура амоцета (не враховуючи «гіюїдного» бранхіомера) розвивається з однієї бічної пластинки, яка від-

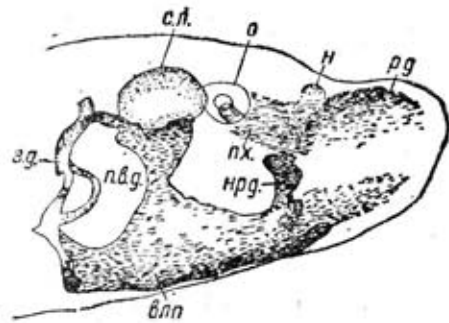


Рис. 5. Скелет передньої частини тіла амоцета, слизовий хрящ показано рисками (реконструкція за сагітальними розрізами):

в.л.п. — вентро-латеральна пластинка; з.д. — зяброва дуга; о — око; н — нюхальна капсула; н.р.д. — наколоротова дужка; п.в.д. — піддушна дужка; п.д. — парахордалі; рд. — ростро-дорзальна пластинка; с.л. — слухова капсула.

Скелет передзябрової ділянки (рис. 5) складається з слизового хряща, що становить за Третьяковим (1929) одну з відмін базофільної галерти. Ця тканина утворює в стінках ділянки широку пластинку, яка охоплює передзяброву (ротову) порожнину знизу і з боків (вентро-латеральна пластинка) і має два дугоподібні потовщення: одне в місці прикріплення велюма (п. в. д.) і друге — в краях ротового отвору (н.р.д.).

Деякі автори припускали, що слизохрящові утвори амоцета під час метаморфозу перетворюються на імагінальні хрящі міноги. Звідси Северцов (1916) гомодинамізував обидва згадані дугуваті потовщення вентро-латеральної пластинки із зябровими дугами амоцета і робив на підставі цього спробу реконструювати первинну будову вісцерального скелета протоциклостом (саму вентро-латеральну пластинку Северцов приймав за ценогенетичне утворення). Пізніше спеціальні дослідження показали, що слизохрящові структури амоцета не дають початку дефінітивним хрящам. Під час метаморфозу вони дегенерують, не розвиваючись ні в які елементи імагінального скелета (Третьяков, 1929, Балабай, 1946, 1948а). Отже, цей єдиний аргумент на користь первинного (анцестрального) походження слизохрящових утворів амоцета відпадає.

До цього треба додати ще такі факти.

1. Слизохрящовий скелет розвивається в онтогенезі досить пізно — тоді, коли інші структури зябрової і передзябрової ділянок в основному вже сформовані.

2. Зазначений скелет є лише в амоцета. Ніде більше серед хребетних (і хордових) подібні утворення не зустрічаються, хоч сама слизохрящова тканина, як показав Третьяков, досить поширена в цих групах.

3. Слизовий хрящ, крім вентро-латеральної пластинки, утворює ще й скелет велюма і верхньої губи, які майже безсумнівно є утвореннями вторинного походження.

Кожного з цих фактів окремо недосить для розв'язання питання про походження слизохрящового скелета, але в своїй сукупності всі вони з достатньою ймовірністю говорять про вторинне походження цього скелета.

У зв'язку з цим треба згадати, що думка про первісний характер слизохрящового вісцерального скелета амоцета ніби підтверджувалась палеонтологічними роботами Стеншьо (1927, 1936).

Стеншьо і Гольмгрен (1927, 1936) вважають, що ендоскелет цефаласпід, який підстилав кістковий екзоскелет цих форм і утворював їх вісцеральний ендоскелет, як і передзябровий скелет амоцета, складався з слизового хряща. З цього дуже важливого порівняння безпосередньо випливає висновок, що в амоцета є рештки скелета «панцирних» форм, який, загубивши свої кісткові компоненти, зберіг, проте, слизохрящові частини; безпосереднім далішим висновком звідси є твердження, що сучасні круглороті походять від панцирних форм. Зазначене порівняння робиться ніби на підставі подібності загальної будови слизохрящового скелета амоцета і ендоскелета цефаласпід і подібності їх інших органів.

Таку загальну подібність справді можна відмітити, якщо з ендоскелетом цефаласпід порівнювати зображення слизохрящового скелета амоцета, подане на рисунку Гаскела. На цьому рисунку слизовий хрящ показаний не тільки на нижній і бічній поверхнях вісцерального апарата (вентро-латеральна пластинка), але й на верхній губі амоцета у вигляді виразної і досить добре розвинутої пластинки (ростро-дорзальна пластинка).

Цю пластинку Гольмгрен і Стеншьо порівнюють з ростральною частиною вісцерального ендоскелета цефаласпід, що підстилав саму передню частину головного щита спереду від назо-гіпофізарного отвору. Але треба сказати, що виразної слизохрящової пластинки у верхній губі амоцета насправді не спостерігається. Більшість авторів подає тут тільки невелике скупчення слизового хряща спереду від нюхальної капсули (Северцов, 1916, табл. V, Третьяков, 1929, рис. 1; Балабай, 1935б, рис. 14; Дама, 1935, рис. 2). На наших препаратах до роботи по метаморфозу міноги (1948) у верхній губі амоцета можна було бачити тоненький шар слизового хряща, який безпосередньо переходив у цю саму тканину між окремими мускульними пучками. Ця картина також не відповідає зображенню Гаскела.

Крім того, росто-дорзальну пластинку амоцета і передню частину вісцерального ендоскелета цефаласпід трудно порівнювати ще й тому, що вони мають неоднакове відношення до суміжних органів. Росто-дорзальна пластинка пов'язана з мускулистою верхньою губою амоцета, що являє собою пристосування, за допомогою якого тварина заглиблюється в ґрунт, а ростральна частина ендоскелета цефаласпід зв'язана з кістковим головним щитом цих форм. Верхня губа амоцета лежить спереду від ротового отвору і від усіх інших вісцеральних елементів;

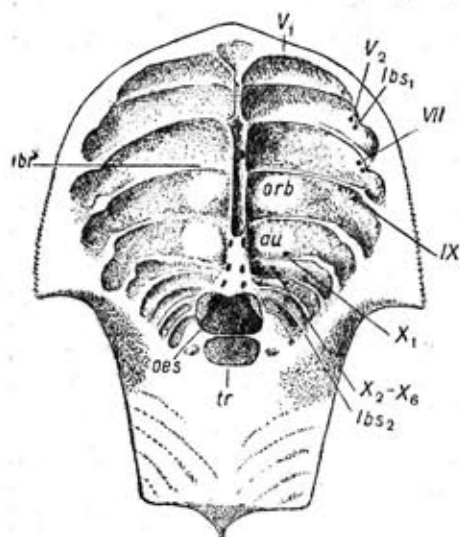


Рис. 6. Реконструкція головного щита *Kiaeraspis achenospidoides* (вид знизу) (за Стеншю);

au — опуклість слухової капсули; obr — інтербранхіальне ребро; Ibs — інтербранхіальна септа; orb — опуклість орбіти; цифрами позначені отвори головних нервів.

слизохрящова пластинка, але ця пластинка розміщена в тих частинах вісцерального апарата, від яких у цефаласпід не збереглося нічого.

Отже, виходить, Стеншю порівнював майже не існуючу росто-дорзальну пластинку амоцета з невідповідною їй (по відношенню до суміжних органів) ростральною частиною вісцерального ендоскелета цефаласпід. Він порівнював також вентро-латеральну пластинку амоцета з невідомими нам вентральними частинами вісцерального ендоскелета цефаласпід, на місці яких зберігається тепер лише порожнина.

Треба зауважити також, що слизовий хрящ амоцета утворює еластичний скелет стінок ротової порожнини, тимчасом як значна частина ендоскелета цефаласпід, підстилаючи головний щит, очевидно, тільки зв'язувала цей щит з іншими органами. Навряд, щоб обидва ці, такі різні за своїм функціональним значенням, утворення могли

ростральна ж частина ендоскелета прикриває зверху ротову порожнину і ротовий отвір і пов'язана принаймні з трьома першими вісцеральними дугами — іннервації V₁, V₂ і VII нервів (рис. 6). В області ростральної частини ендоскелета проходять три передні вносні артерії; верхня ж губа амоцета безпосередньо не пов'язана ні з якими зябровими судинами.

Але, коли відпадає порівняння росто-дорзальної пластинки амоцета з ростральною частиною ендоскелета цефаласпід, то тим самим для порівняння між скелетом цих форм не лишається нічого, бо в цефаласпід були й інші частини ендоскелета, але розміщені там, де в амоцета немає слизового хряща. І, навпаки, в амоцета, крім росто-дорзальної пластинки, є ще вентро-латеральна

бути збудовані з однієї і тієї самої тканини (у *Boreaspis rostrata* ця тканина була навіть цілком скостеніла). Посилання Гольмгрена і Стеншю на те, що в амоцета всі органи голови занурені в слизовий хрящ подібно до того, як у цефаласпід вони були занурені в тканину ендоскелета, базуються на вивченні цими авторами дуже молодих личинок міноги, у яких слизовий хрящ має значне поширення, але елементи його ще не цілком диференційовані. За даними Дама (1944), ці елементи диференціюються з сильно поширеної в голові амоцета мезектодермальної тканини. Можливо, що саме цю тканину, а не слизовий хрящ і спостерігав на своїх препаратах Гольмгрена*. У всякому разі порівняння розлитой більш чи менш ембріонального типу тканини молодого амоцета з ендоскелетом цефаласпід не можна вважати за дуже влучне. Таке трактування біогенетичного закону було б надто примітивним.

Повертаючись до передзябрової ділянки в цілому, треба відзначити, що і кровоносна система цієї частини вісцерального апарата не вказує на первісність її структури.

Отже, з усього сказаного можна бачити, що структури передзябрової ділянки амоцета не виявляють ознак первинної організації; їх можна розглядати як вторинне тимчасове утворення личинкового характеру.

Розглянемо тепер організацію верхньої губи амоцета, яка хоч і утворена передзябровою вісцеральною мускулатурою, але за своєю функцією є цілком відокремленим від інших вісцеральних елементів органом.

У сформованому стані верхня губа (рис. 1) являє собою досить розвинений орган з кількома шарами мускульних волокон. Іннервується вона V₂-нервом. Ця іннервація, як і ембріональний розвиток, показують, що мускулатура верхньої губи розвивається за рахунок передньої частини передзябрової мускулатури амоцета. Крім мускулатури, у верхній губі є невелика кількість слизового хряща — «росто-дорзальна пластинка» (рис. 4), неодноразово вже згадувана.

Під час метаморфозу всі ці структури дегенерують. Зберігаються тільки покриви, які дають початок покривам верхньої частини ротової лійки міноги. В останній наново формується кільцевий мускул і кільцевий хрящ імаго (Балабай, 1954).

Згинаючись і випростовуючись, верхня губа розсуває частинки ґрунту, допомагаючи цим самим личинці закопуватися в ґрунт. У цьому легко переконатися, коли спостерігати за живими амоцетами в акваріумі чи в неглибокій природній водоймі.

Зважаючи на таку спеціалізовану організацію, історію розвитку та відсутність подібних утворень у інших відомих нам хребетних, можна думати, що і цей орган (верхня губа), так само як і інші частини передзябрової ділянки амоцета, є личинковим пристосуванням. У своєму виникненні це пристосування тісно зв'язане з життям тварин у субстраті.

* На жаль, автор не дає точного визначення віку або розмірів личинок, з якими він працював.

Інші органи амоцета

Крім вісцерального апарата, амоцет відрізняється від сформованої міноги також будовою своїх органів зору, черепа і хребта.

Очі амоцета дуже малі. Їх майже не видно з-під шкіри. Внутрішня будова очей формується дуже повільно (Кайбель, 1928). Це легко поставити в зв'язок з обмеженістю функції цих органів у зв'язку з життям тварини в субстраті. Проте вже на дуже ранніх стадіях розвитку (на стадії простого міхура) в очі амоцета розвивається своєрідна тимчасова ретина (ретина „А”), яка лише в дальшому замінюється дефінітивною ретиною „В”. Таким чином, функціонування очей забезпечується задовго до остаточного їх сформування. Можливо, що саме затримка у формуванні очей і зумовлює виникнення тимчасової ретини. В окремих деталях будова ока амоцета дуже примітивна, проте в очі є спеціалізовані пристосування, за допомогою яких амоцет може бачити в каламутній воді (Третьяков, 1916).

Невральный череп амоцета збудований тільки з паракордалій (задніх і передніх + рижки паракордалій) і слухових та нюхальної капсули. Бічні і нижні стінки черепа розвиваються лише під час метаморфозу. Оскільки бічні стінки у міноги утворюють орбіти, можна думати, що вони і розвиваються в основному в зв'язку з розвитком очей. І, навпаки, недорозвиток останніх, а також (можливо) відсутність активно діючого ротового апарата сприяють збереженню ембріональної структури черепа в амоцета протягом тривалого часу.

Хребет амоцета відзначається недорозвитком верхніх дуг. Це можна поставити у зв'язок з обмеженістю загальних рухів тіла при житті в субстраті.

З інших особливостей личинки міноги можна згадати поздовжню згортку в кишечнику, яка, очевидно, збільшує внутрішню — всисну — поверхню останнього і нормальну функцію печінки. Обидві ці ознаки у імагінальної форми зникають (мабуть, у зв'язку з спеціалізованим способом живлення).

Висновки

Підсумовуючи сказане, можна бачити, що всі відмінні організації амоцета, порівнюючи з сформованою міногою, зв'язані безпосередньо чи посередньо з життям тварини в ґрунті дна водойм. До безпосередньо зв'язаних ознак належать пристосування до пасивного живлення (система миготливих ривчачків), верхня губа амоцета (як пристосування до закопування в ґрунт) і будова очей (недорозвиток їх у зв'язку з обмеженістю функції). З цими ознаками корелятивно зв'язаний ряд інших: загальна будова зябрового апарата, будова велюма і передзябрової ділянки, черепа та ін. З морфологічної точки зору всі ці відмінні можна поділити на три групи.

1. Ознаки, успадковані від віддалених предківських форм (система миготливих ривчачків і загальна будова зябрового апарата). Їх існування у личинки можна пояснити подібністю умов життя амоцета до умов життя предків круглоротих.

2. Личинкові пристосування, що виникають як новоутворення в корелятивному зв'язку з розвитком інших ознак амоцета (добрий розвиток велюма, будова передзябрової ділянки) або як безпосередні пристосування до умов оточення (верхня губа).

3. Ознаки ембріонального типу, що з'являються внаслідок затримки розвитку окремих органів у зв'язку з неповністю їх функціонування (очі, череп, хребет).

Остання група не різко відокремлена від першої, бо в обох цих випадках має місце затримка ембріонального розвитку і в обох випадках, очевидно, в більшій чи меншій мірі рекапітулюються ознаки предків. Основна відміна між органами обох груп полягає в їх значенні для організму личинки.

Якщо наші міркування правильні, то організацію амоцета не можна брати за основу для таких широких висновків, які робить ряд авторів; не можна і цілком відкидати її в філогенетичних побудовах. Необхідний аналіз, який розрізнив би старе і нове і показав, наскільки їх можна брати до уваги в теоретичних побудовах.

ЛІТЕРАТУРА

1. П. П. Балабай, Апарат дихання у Cyclostomata, Труды Института зоологии АН УРСР, III, 1935a.
2. П. П. Балабай, До морфологічної характеристики передзябрової ділянки вісцерального апарата у петромізонтид, Там же, 1935b.
3. П. П. Балабай, Про філогенез апарата захоплення їжі у Cyclostomata, Труды Института зоологии, X, 1936.
4. П. П. Балабай, Метаморфоз вісцерального апарата міноги, ДАН СССР, LIII, 8, 1946.
5. П. П. Балабай, К вопросу о замещении слизистохрящевой ткани дефинитивным хрящем в онтогенезе міноги, Зоол. журн., XXVII, 3, 1948a.
6. П. П. Балабай, К сравнению вісцерального апарата Osteostraci, Anaspida и Cyclostomata, ДАН СССР, LX, 4, 1948b.
7. П. П. Балабай, Наблюдения над питанием пескоройки, ДАН СССР, LXXVII, 2, 1951.
8. П. П. Балабай, Вивчення метаморфозу вісцерального апарата міноги, Наук. зап. Природ. музею, III, 1954.
9. К. М. Дерюгин, Древнейшие ископаемые позвоночные, Природа, 6, 1928.
10. С. Г. Крыжановский, Теоретические основы эмбриологии, Успехи совр. биол., XXX, 3, 1950.
11. Д. Обручев, Эволюция Agnatha, Зоол. журн., XXIV, 5, 1945.
12. Д. Обручев, О происхождении круглоротых, Сборник памяти акад. А. А. Борисяка, 1949.
13. А. Н. Северцов, Исследования об эволюции низших позвоночных, «Морфология скелета и мускулатуры головы циклостом», Русск. арх. анат., гист., эмбр., I, 1, 1916.
14. А. Н. Северцов, Морфологические закономерности эволюции, 1930.
15. H. Damas, Recherches sur le développement de Lampetra fluviatilis L., Arch. Biol., LV, 1944.
16. N. Holmgren u. E. Stensio, Kraniaum und Visceralskelett der Acranier, Cyclostomen und Fische, Hnd. verg. Anat., t. IV, 1936.
17. E. Stensio, The downtownian and devonian Vertebrates of Spitzbergen. I, Cephalaspidae, Skr. Swalb. Nordish., 12, 1927.

Інші органи амоцета

Крім вісцерального апарата, амоцет відрізняється від сформованої міноги також будовою своїх органів зору, черепа і хребта.

Очі амоцета дуже малі. Їх майже не видно з-під шкіри. Внутрішня будова очей формується дуже повільно (Кайбель, 1928). Це легко поставити в зв'язок з обмеженістю функції цих органів у зв'язку з життям тварини в субстраті. Проте вже на дуже ранніх стадіях розвитку (на стадії простого міхура) в очі амоцета розвивається своєрідна тимчасова ретина (ретина „А”), яка лише в дальшому замінюється дефінітивною ретиною „В”. Таким чином, функціонування очей забезпечується задовго до остаточного їх сформування. Можливо, що саме затримка у формуванні очей і зумовлює виникнення тимчасової ретини. В окремих деталях будова ока амоцета дуже примітивна, проте в очі є спеціалізовані пристосування, за допомогою яких амоцет може бачити в каламутній воді (Третьяков, 1916).

Невральный череп амоцета збудований тільки з паракордалій (задніх і передніх + рижки паракордалій) і слухових та нюхальної капсули. Бічні і нижні стінки черепа розвиваються лише під час метаморфозу. Оскільки бічні стінки у міноги утворюють орбіти, можна думати, що вони і розвиваються в основному в зв'язку з розвитком очей. І, навпаки, недорозвиток останніх, а також (можливо) відсутність активно діючого ротового апарата сприяють збереженню ембріональної структури черепа в амоцета протягом тривалого часу.

Хребет амоцета відзначається недорозвитком верхніх дуг. Це можна поставити у зв'язок з обмеженістю загальних рухів тіла при житті в субстраті.

З інших особливостей личинки міноги можна згадати поздовжню згортку в кишечнику, яка, очевидно, збільшує внутрішню — всисну — поверхню останнього і нормальну функцію печінки. Обидві ці ознаки у імагінальної форми зникають (мабуть, у зв'язку з спеціалізованим способом живлення).

Висновки

Підсумовуючи сказане, можна бачити, що всі відмінні організації амоцета, порівнюючи з сформованою міногою, зв'язані безпосередньо чи посередньо з життям тварини в ґрунті дна водойм. До безпосередньо зв'язаних ознак належать пристосування до пасивного живлення (система миготливих ривчачків), верхня губа амоцета (як пристосування до закопування в ґрунт) і будова очей (недорозвиток їх у зв'язку з обмеженістю функції). З цими ознаками корелятивно зв'язаний ряд інших: загальна будова зябрового апарата, будова велюма і передзябрової ділянки, черепа та ін. З морфологічної точки зору всі ці відмінні можна поділити на три групи.

1. Ознаки, успадковані від віддалених предківських форм (система миготливих ривчачків і загальна будова зябрового апарата). Їх існування у личинки можна пояснити подібністю умов життя амоцета до умов життя предків круглоротих.

2. Личинкові пристосування, що виникають як новоутворення в корелятивному зв'язку з розвитком інших ознак амоцета (добрий розвиток велюма, будова передзябрової ділянки) або як безпосередні пристосування до умов оточення (верхня губа).

3. Ознаки ембріонального типу, що з'являються внаслідок затримки розвитку окремих органів у зв'язку з неповністю їх функціонування (очі, череп, хребет).

Остання група не різко відокремлена від першої, бо в обох цих випадках має місце затримка ембріонального розвитку і в обох випадках, очевидно, в більшій чи меншій мірі рекапітулюються ознаки предків. Основна відміна між органами обох груп полягає в їх значенні для організму личинки.

Якщо наші міркування правильні, то організацію амоцета не можна брати за основу для таких широких висновків, які робить ряд авторів; не можна і цілком відкидати її в філогенетичних побудовах. Необхідний аналіз, який розрізнив би старе і нове і показав, наскільки їх можна брати до уваги в теоретичних побудовах.

ЛІТЕРАТУРА

1. П. П. Балабай, Апарат дихання у Cyclostomata, Труды Института зоологии АН УРСР, III, 1935а.
2. П. П. Балабай, До морфологічної характеристики передзябрової ділянки вісцерального апарата у петромізонтид, Там же, 1935б.
3. П. П. Балабай, Про філогенез апарата захоплення їжі у Cyclostomata, Труды Института зоологии, X, 1936.
4. П. П. Балабай, Метаморфоз вісцерального апарата міноги, ДАН СССР, LIII, 8, 1946.
5. П. П. Балабай, К вопросу о замещении слизистохрящевой ткани дефинитивным хрящем в онтогенезе міноги, Зоол. журн., XXVII, 3, 1948а.
6. П. П. Балабай, К сравнению вісцерального апарата Osteostraci, Anaspida и Cyclostomata, ДАН СССР, LX, 4, 1948б.
7. П. П. Балабай, Наблюдения над питанием пескоройки, ДАН СССР, LXXVII, 2, 1951.
8. П. П. Балабай, Вивчення метаморфозу вісцерального апарата міноги, Наук. зап. Природ. музею, III, 1954.
9. К. М. Дерюгин, Древнейшие ископаемые позвоночные, Природа, 6, 1928.
10. С. Г. Крыжановский, Теоретические основы эмбриологии, Успехи совр. биол., XXX, 3, 1950.
11. Д. Обручев, Эволюция Agnatha, Зоол. журн., XXIV, 5, 1945.
12. Д. Обручев, О происхождении круглоротых, Сборник памяти акад. А. А. Борисяка, 1949.
13. А. Н. Северцов, Исследования об эволюции низших позвоночных, «Морфология скелета и мускулатуры головы циклостом», Русск. арх. анат., гист., эмбр., I, 1, 1916.
14. А. Н. Северцов, Морфологические закономерности эволюции, 1930.
15. H. Damas, Recherches sur le développement de Lampetra fluviatilis L., Arch. Biol., LV, 1944.
16. N. Holmgren u. E. Stensio, Kraniaum und Visceralskelett der Acranier, Cyclostomen und Fische, Hnd. verg. Anat., t. IV, 1936.
17. E. Stensio, The downtownian and devonian Vertebrates of Spitzbergen. I, Cephalaspidae, Skr. Swalb. Nordish., 12, 1927.

К МОРФОЛОГИЧЕСКОЙ ХАРАКТЕРИСТИКЕ ЛИЧИНКИ МИНОГИ

П. П. Балабай

Резюме

Морфологи неоднократно пытались получить указания относительно первичной организации бесчелюстных и направления их эволюции путем изучения организации личинки миноги — пескоройки. Некоторые из авторов усматривали в пескоройке одну из стадий филогенеза круглоротых: «стадия *Amphicoetes*» Северцова и «*Amphicoetoides*» Бема. Однако никто из указанных авторов не попытался поставить вопрос о том, действительно ли организация пескоройки настолько примитивна и действительно ли она дает указание на первичную структуру бесчелюстных. Этот вопрос мы и попытались разрешить в данной работе. При этом главное внимание было уделено висцеральному аппарату, в организации которого в наибольшей мере проявляются различия между личинкой и сформированной миногой и которому был посвящен ряд предыдущих наших исследований (Балабай, 1935—1951). Организация жаберной области висцерального аппарата пескоройки отличается от имагинальной формы такими чертами.

1. Наличием в жаберной полости системы мерцательных желобков. Эта система весьма напоминает соответствующую систему низших хордовых и является, по видимому, унаследованной от очень отдаленных предков современных круглоротых. Она обуславливает пассивное питание пескоройки мельчайшими органическими частичками (Балабай, 1951) и, по видимому, непосредственно связана с жизнью личинки в почве дна водоемов.

2. Несколько иным общим строением жаберного аппарата (рис. 2): здесь нет отдельной дыхательной трубки и обособленных от перегородок жаберных мешков, окруженных венозными синусами. Жаберные лепестки тесно связаны с жаберными перегородками, а полости мешков широко сообщаются с общей глоточной полостью. Вода во время дыхания проходит через жаберный аппарат в направлении от рта к наружным жаберным отверстиям, тогда как у миноги она не только выходит, но и входит через эти отверстия. Сходную с пескоройкой организацию жаберного аппарата имеют также рыбы и амфибии, а в принципе и все низшие хордовые. Отсюда можно заключить, что такая организация жаберного аппарата является у пескоройки первичной; у сформированной же миноги она вторично изменена, главным образом в связи с характером питания этой формы. Сохранение примитивной общей организации жаберного аппарата пескоройки связано, надо полагать, с сохранением пассивного питания с помощью мерцательных желобков, без чего размещение и функция последних невозможны.

3. Кроме указанного, дыхательный аппарат пескоройки отличается мощным развитием велюма, который не только регулирует направление тока воды, как у сформированной миноги, но и актив-

но содействует (движением своих створок) продвижению воды через дыхательный аппарат. Таким образом, велюм дополняет действие жаберной мускулатуры пескоройки. Такую роль его можно объяснить, по видимому, не столько несколько меньшей мощностью этой мускулатуры (которая сравнительно мало отличается от имагинальной мускулатуры), сколько иным общим строением жаберного аппарата, в частности отсутствием здесь околожаберных кровеносных синусов, которые у миноги, надо думать, передают воздействие периферической жаберной мускулатуры глубоким частям дыхательного аппарата.

Таким образом, велюм как бы «согласует» функцию периферической скелетно-мускульной системы типа сформированной миноги с примитивным общим строением жаберного аппарата, свойственным пескоройке.

Отмеченная особенность в организации велюма является, по видимому, личиночной чертой пескоройки. На это указывает, в частности, то, что подобную организацию велюма нельзя предположить у какой-либо исходной формы круглоротых, так как велюм другой группы круглоротых — миксиновых — имеет весьма отличное строение и вывести его из велюма типа пескоройки невозможно. Трудно также предположить подобную организацию у предков самой группы миног, так как у них должен был уже формироваться ротовой и дыхательный аппарат типа современных петромизонтид.

Преджаберная область пескоройки резко отличается от жаберной области. Она представляет собой короткую и широкую тонкостенную трубку, в которой находится велюм. Во время метаморфоза структуры ее полностью дегенерируют и заменяются новообразованными имагинальными структурами. Предположение некоторых авторов о первичном характере этих структур не подтверждается при более внимательном их рассмотрении. Так, сходство преджаберной мускулатуры с жаберной может быть объяснено не только общностью их происхождения (как думал Северцов, 1916), но и общей структурой преджаберной области в виде тонкостенной трубки, в которой не могли бы развиваться мускулы иного строения. Кроме того, о первичности этой мускулатуры не говорят ни ее иннервация, ни ее развитие (Дама, 1944, Клайдон, 1938).

Слизистохрящевой скелет пескоройки (рис. 5), состоящий из вентро-латеральной пластинки с двумя дугообразными утолщениями и слабо выраженной росто-дорзальной пластинки, рассматривался обычно как первичное образование, исходя из двух предположений: 1) о превращении во время метаморфоза слизистохрящевых структур в элементы имагинального скелета и 2) о гомологичности этих структур элементам эндоскелета цефаласпид. Однако специальные исследования по метаморфозу миноги показали, что слизистохрящевые структуры не превращаются в имагинальные; они дегенерируют во время метаморфоза, не давая начала никаким элементам дефинитивного скелета (Третьяков, 1929; Балабай, 1946, 1948а).

Что касается сравнения между слизистохрящевым скелетом пескоройки и эндоскелетом цефаласпид, то оно базируется главным образом на сравнении общей конфигурации обоих скелетов. В действительности же росто-дорзальную пластинку этого скелета нельзя сравнивать с роstralной частью висцерального эндоскелета цефаласпид, так как они резко отличаются своим отношением к соседним органам (росто-дорзальная пластинка, лежащая в «верхней губе», расположена впереди других висцеральных элементов и впереди ротового отверстия, роstralная же часть висцерального эндоскелета цефаласпид, как и вся передняя часть их головного щита, прикрывает ротовое отверстие сверху и связана с тремя первыми висцеральными дугами и соответствующими жаберными артериями) (рис. 6).

Различны также иннервация и функциональное значение соответствующих отделов висцерального аппарата. Что же касается вентро-латеральной пластинки, то ее вообще не с чем сравнивать у цефаласпид, так как соответствующие части их висцерального аппарата вовсе не сохранились (на их месте находится орало-брахиальная полость).

С другой стороны, относительно поздняя закладка слизистохрящевого скелета в онтогенезе, его полная дегенерация во время метаморфоза и отсутствие подобных образований у других позвоночных позволяют считать его вторичным образованием личиночного характера.

А поскольку и другие системы преджаберной области не обнаруживают черт первичного строения (нервная и кровеносная системы), то и все структуры этой области у пескоройки можно рассматривать как личиночные образования, возникшие в передней части висцеральной трубки в связи со специализированной организацией вельюма этой формы.

Чисто личиночным приспособлением является, повидимому, и верхняя губа пескоройки, помогающая животному зарываться в дно водоема. Об этом говорит существование ее только во время личиночной жизни и отсутствие подобных органов у других хордат.

Из прочих особенностей пескоройки необходимо отметить задержку в развитии глаза, что явственно связано с ограниченностью его функции при жизни в субстрате (повидимому, с этой задержкой связано и возникновение здесь временной ретины — ретины «А», — дающей возможность глазу функционировать еще до полного его формирования).

Задержка в развитии неврального черепа, боковые стенки которого у многи образуют орбиты, происходит, повидимому, главным образом в связи с незначительными размерами глаза. Ограниченность же общих движений тела обуславливает, по всей вероятности, недоразвитие верхних дуг позвоночника.

Из изложенного можно видеть, что основные отличия организации пескоройки от имагинальной формы непосредственно или посредственно связаны с жизнью животного в субстрате.

Однако с морфологической точки зрения они имеют разный характер: одни из них представляют собой анцестральные признаки, унаследованные от далеких предков круглоротых (система мерцательных желобков и общее строение жаберного аппарата), другие являются личиночными приспособлениями (мощное развитие вельюма, строение преджаберной области и «верхняя губа») и, наконец, третьи представляют собой, повидимому, результат задержки эмбрионального развития отдельных органов в связи с ограниченностью их функции в условиях жизни пескоройки (глаз, череп, позвоночник). Эта последняя группа, однако, не резко отграничена от первой, так как происхождение тех и других признаков сходно и разница заключается лишь в значении их для организации личинки.

Из сказанного вытекает, что организацию пескоройки нельзя рассматривать ни как полностью рекапитулирующую признаки предков, ни как исключительно новообразование. Здесь комбинируются черты разного происхождения, и в зависимости от этого их и надо учитывать в построениях филогенетического порядка.

ЗМІСТ

Ботаніка

К. А. Малиновський, Феологія основних компонентів травостою біловусників субальпійського пояса Карпат і питання поясного використання пасовищ	3
Г. В. Козій, Ліннея північна (<i>Linnaea borealis</i> 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
---	-----