

~~№ 394~~

59  
H34

АКАДЕМІЯ НАУК УКРАЇНСЬКОЇ РСР  
ІСТОРИКО-ОСВІТНІЙ МУЗЕЙ ЛЬВІВСЬКОГО ФІЛІАЛУ

---

# НАУКОВІ ЗАПИСКИ

Том IV

---

ВИДАВНИЦТВО АКАДЕМІЇ НАУК УКРАЇНСЬКОЇ РСР  
КИЇВ — 1955

которого по отношению к оси Львовского верхнемелового прогиба смещена к юго-западу. Мощность пород, выполняющих юрский прогиб в осевой его части, должна превышать 1000 м. Вскрытая часть этих отложений в Стрые составляет 845 м. К северо-востоку мощность юры резко уменьшается, составляя в Угерско и Рава-Русской 300—350 м, а в районе Курович и Милятина — 50—100 м.

По литологическим особенностям пород юрские отложения характеризуются распространением фаций неглубокого моря. На прибрежно-мелководный, иногда даже лагунный характер отложений верхней юры указывают оолитовые и доломитизированные известняки, ангидриты, а также брекчии, состоящие из известняков и ангидритов.

В комплексе юрских отложений можно выделить следующие типы пород (снизу вверх): 1) доломиты и доломитизированные известняки; 2) доломитизированные известняки с ангидритами и их брекчии; 3) оолитовые и псевдооолитовые (водорослевые), а также пелитоморфные известняки.

## ПРО ФІЛОГЕНЕТИЧНІ ВЗАЄМВІДНОШЕННЯ В ГРУПІ БЕЗЩЕЛЕПНИХ

П. П. Балабай

Подільська плита в нижніх верствах складається з нижньо-палеозойських відкладів. В південній частині західного Поділля (Тернопільська область) ці породи виступають в річкових ярах у вигляді потужних відслонень силурійських сланців і давніх червоних пісковиків (old-red). У цих відкладах зберігається багата фауна викопних безщелепних з груп остеоострак і гетерострак. У зв'язку з великим значенням зазначених груп для стратиграфії нижнього палеозою цікаво зупинитися на деяких питаннях філогенії безщелепних.

Термін «безщелепні» — «Agnatha» був запропонований ще Копом наприкінці минулого століття, але широкого застосування він набув лише після праць Кієра (1924) і особливо Стеншю (1927, 1932), які довели спорідненість викопних остракодерм із сучасними круглоротими. Праці цих авторів викликали значне пошанування досліджень викопних безщелепних і сприяли з'явленню цілого ряду робіт, присвячених цим формам. Проте широкі теоретичні висновки Стеншю про філогенетичні зв'язки між окремими групами безщелепних (зокрема, щодо походження сучасних круглоротих від викопних остракодерм) і про загальний напрям еволюції цих форм, а саме — про значну їх дегенерацію — були визнані далеко не всіма авторами. З боку ж радянських дослідників вони зустріли ряд серйозних заперечень (Дерюгін, 1928; Северцов, 1939, Обручев, 1945, 1949). Особливо серйозними були заперечення Обручева, який у своїх роботах вдало застосував порівняльно-анатомічні методи вивчення палеонтологічного матеріалу.

Виник цілий ряд досить відмінних одне від одного уявлень про філогенетичний розвиток групи безщелепних. Кожний дослідник будував тут свою власну філогенетичну схему (див. схему). Особливо відрізнялися схеми Стеншю і Северцова. В 1945 р. Д. Обручев опублікував короткий огляд поглядів з цього питання. З того часу інтерес до вивчення безщелепних дещо зменшився. Але спірні питання щодо цієї групи так і залишилися нерозв'язаними. Серед них насамперед треба відзначити згадане вже питання про загальний

напряму еволюції безщелепних і про походження круглоротих: чи еволюція остракодерм ішла в напрямі поступової деградації організації безщелепних, насамперед покривних їх скостенінь, і круглороті являють собою кінцевий етап цього розвитку (Стеншю), чи круглороті розвинулися незалежно від остракодерм (паралельно з ними) з якоїсь спільної групи тварин, які ще не мали кісткового скелета, парних кінцівок та ін. (Северцов). Наявні палеонтологічні матеріали дозволяють будувати ряди форм в обох напрямках, а автори новіших порівняльно-анатомічних праць неспроможні не тільки розв'язати, але й поставити зазначене питання. У зв'язку

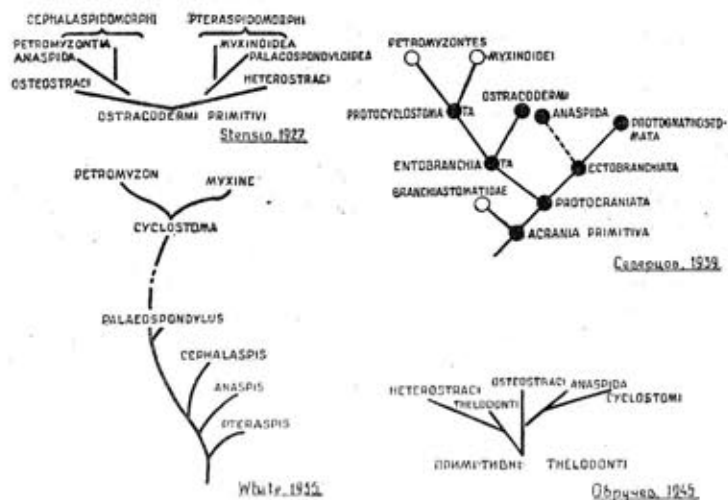


Схема.  
Філогенетичний розвиток безщелепних за різними авторами.

з цим лишаються нерозв'язаними і такі питання, як взаємовідношення між обома сучасними групами круглоротих, положення в системі групи Heterostraci та інші.

Ця проблема має велике теоретичне значення, оскільки Стеншю еволюцію безщелепних зводить в основному до процесів деградації, що збігається з аналогічними поглядами щодо хрящових ганюїдів і, частково, селахій, та приводить до думки, що деградація в філогенезі нижчих хребетних взагалі відіграє дуже важливу роль, мабуть не меншу, ніж процеси прогресивного розвитку. Такий погляд неправильний вже з чисто методологічного боку. Крім того, його спростовують дані щодо організації безщелепних, особливо їх вісцерального апарата, вивченню якого було присвячено ряд наших попередніх праць. У зв'язку з цим ми і спробували переглянути деякі питання філогенезу безщелепних, використовуючи як дані інших авторів, так і наші спостереження. При цьому ми брали до уваги не тільки структуру форм, що вивчаються, але і функціональні їх властивості в тісному зв'язку одних з одними.

## Про філогенетичні взаємовідношення між міногами і міксіновими

В ряді питань про філогенетичні взаємовідношення в групі безщелепних одним з перших слід поставити питання про філогенетичні взаємовідношення між міногами і міксіновими.

До Стеншю всі дослідники, за винятком М. Фюрбрінгера, вважали ці групи близько спорідненими. Стеншю відокремив у своїй системі міног від міксінових, об'єднавши перших з цефаласпідами

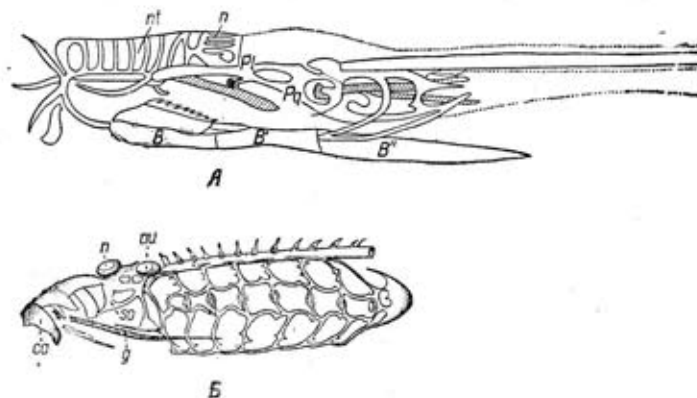


Рис. 1. А — скелет передньої частини тіла бделостоми (за Еерс і Джексон, 1901). Б — те саме міноги (за Третьяковим, 1926). *au* — слухова капсула; *B, B', B''* — передній, середній і задній сегменти базального скелета «язика» бделостоми; *ca* — кільцевий хрящ; *g* — cart. glossa; *n* — нюхова капсула; *nt* — скелет нюхової трубки (назогіпофізарного ходу); *Pl* — палатинний хрящ; *Pq* — птериоквадратум; *so* — підочна дужка.

(Cephalaspidomorpha), а других — з птераспідами (Pteraspidoomorpha). Основною підставою для цього у Стеншю було тлумачення морфології передньої частини голови у розглянутих форм. У міног і цефаласпід ця ділянка розміщена спереду від назогіпофізарного отвору, отже має, за автором, «вісцеральне» походження, а в міксінових і птераспід вона розташована позаду нюхових отворів, розміщених на передньому кінці голови, отже має «етмоїдальне» походження.

Берг (1940), підтримуючи думку Стеншю, у представників цих двох груп відзначив ряд відмін в будові скелета, нервової системи і органів чуття, зябрового апарата та ін.

Проте докладніше порівняння міног і міксінових показує таке:

1. Різне положення ростральної ділянки голови відносно нюхових отворів є вторинним: воно зумовлене лише наявністю у міксінових довгої нюхової трубки (рис. 1А, *nt*), яка відсуває нюховий отвір далеко вперед на ростральний кінець голови (порівн. рис. 1—А і Б); у міног цієї трубки нема і назогіпофізарний мішок майже безпосередньо відкривається назовні. Отже, розташування цих отворів не може свідчити про різне походження ростральної частини голови у міног і міксінових, як це вважає Стеншю. Навпаки, ця ді-

лянка у тварин обох груп розміщена однаково відносно нюхової капсули — рострально від неї, тому її можна назвати преназальною ділянкою. В обох випадках вона має також однакову іннервацію — V<sub>2</sub> нервом. Нарешті, онтогенез показує, що етмоїдальним можна вважати походження лише нюхової трубки міксинових, але ні в якому разі не вісцеральних елементів преназальної ділянки. Це добре видно з рисунків Купфера, наведених у праці Стеншьо (1932).

Правда, будова і функціональні властивості преназальної ділянки міног і міксинових значно відрізняються, але ці відміни дозволяють говорити лише про різну диференціацію спільної вихідної структури, а не про цілком різне походження цієї ділянки у зазначених груп круглоротих.

2. Більшість відмін в організації міног і міксинових (в тому числі і згадана вище) пов'язана із способом життя і, насамперед, живлення цих тварин. Безпосередньо із способом живлення пов'язана організація ротового апарата: «смоктальний» тип його у міног і «руйнівальний» у міксинових (Балабай, 1936 а, б). Перший пристосований до живлення за рахунок живих водних організмів (риб), до яких присмоктуються міноги, об'їдаючи поверхню їх тканини і висмоктуючи кров і лімфу\*. Відповідно до цього «язик» (основне пристосування до механічного здрібнення об'єктів живлення) розвинений у міног помірно, а натомість стінки ротової лійки вкриті зубами і в стінках ротової порожнини розвинена сильна смоктальна мускулатура (Балабай, 1935). Існують і інші допоміжні пристосування до смоктання — так званий гідросинус, ротова лійка, «слинна» залоза та ін. Крім того, завдяки розвитку спеціального імагінального стравоходу, дихальний апарат цілком відокремлюється від травного каналу, що забезпечує збереження в останньому вакуума під час смоктання.

У міксинових ротовий апарат пристосований до живлення трупамі рыб\*\*, глибоко проникаючи в які, міксинові виїдають усі їх м'які частини. Відповідно до цього «язик» у міксинових надзвичайно розвинутий, і його мускулатура заповнює майже всю передню частину порожнини тіла, відсуваючи назад дихальний апарат (це відсування можна частково простежити під час ембріонального розвитку міксин). У стінках ротового апарата міксинових нема смоктальної мускулатури та відокремленого від дихального апарата стравоходу. Назогіпофізарний канал вторинно сполучається з глоткою.

Можливо, що із значним зсуванням у міксинових зябрового апарата в каудальному напрямі пов'язані і відміни в його організації порівняно з міногами. З різним способом живлення пов'язаний, очевидно, і різний розвиток органів чуття в міног і міксинових. У перших вони досить розвинені, оскільки необхідні їм при розшукуванні живої здобичі; у других — значно редуковані (органи зору і частково слуху), бо, мабуть, не використовуються при розшукуванні трупів рыб\*\*\*. З недорозвитком зазначених органів у міксини-

\* Найновіші дані з цього питання знаходимо у Бара (1952).

\*\* Докладні спостереження з цього питання провів Пальмгрен (1927).

\*\*\* Пальмгрен на підставі спостережень в акваріумах зазначає, що міксини охочіше використовують ті трупи рыб, які довше лежали.

вих, очевидно, зв'язані слабкий розвиток неврального черепа (рис. 1) та деякі особливості будови головного мозку. Трудність проникання всередину трупів рыб, можливо, зумовила надзвичайно сильний розвиток слизових залоз у шкірі міксин і т. д.

Звичайно, не всі відміни в будові міног і міксин можна пояснити різницею способів їх живлення (наприклад, об'єднання спинних і черевних корінців спинномозкових нервів у міксинових і їх відокремленість у міног).

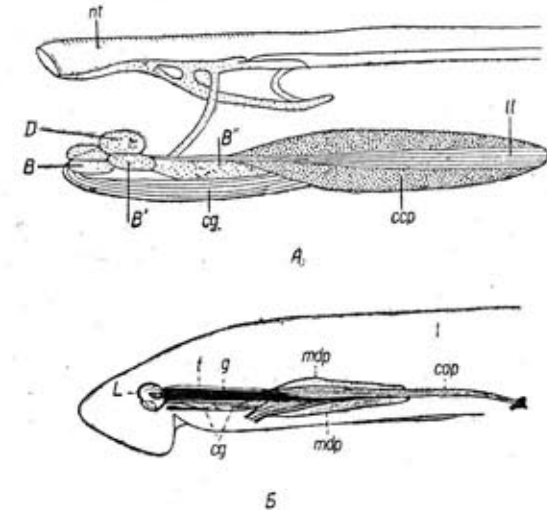


Рис. 2. А — схема мускулатури «язикового» апарата бделостоми. Б — те саме міноги. В, В', В'' — сегменти «язикового» скелета бделостоми; cap — m. cardio-apicalis; ccp — m. copulo-copularis; cg — mm. copulo-glossi; D — «зубна пластинка»; g — card. glossa; L — «язик»; ll — m. longitudinalis linguae; mdp — m. mandibularis post; nt — нюхова трубка; t — сухожилля довгого ретрактора «язика».

3. Поряд із зазначеними відмінами в будові міног і міксинових є такі риси подібності, наявність яких можна пояснити лише спільністю походження цих двох груп тварин. Такими рисами (крім рис, спільних для всіх Agnatha) є своєрідна будова зябрового апарата, що складається з торбинчастих зябрових мішків, розміщених всередині камер, виповнених кров'ю (навколозябрових синусів), причому зяброві мішки лежать медіально від основної скелетно-мускульної системи дихального апарата, що займає периферійне положення, наявність рогових зубів і, особливо, такої високодиференційованої і важливої для круглоротих системи, як «язикова» система. Хоч в будові цієї системи у міног і міксинових і є ряд зазначених вище відмін, зумовлених різним способом живлення тварин, але в її основі лежить одна і та сама структура (рис. 2).



лянка у тварин обох груп розміщена однаково відносно нюхової капсули — рострально від неї, тому її можна назвати преназальною ділянкою. В обох випадках вона має також однакову іннервацію — V<sub>2</sub> нервом. Нарешті, онтогенез показує, що етмоїдальним можна вважати походження лише нюхової трубки міксінових, але ні в якому разі не вісцеральних елементів преназальної ділянки. Це добре видно з рисунків Купфера, наведених у праці Стеншю (1932).

Правда, будова і функціональні властивості преназальної ділянки міног і міксінових значно відрізняються, але ці відміни дозволяють говорити лише про різну диференціацію спільної вихідної структури, а не про цілком різне походження цієї ділянки у зазначених груп круглоротих.

2. Більшість відмін в організації міног і міксінових (в тому числі і згадана вище) пов'язана із способом життя і, насамперед, живлення цих тварин. Безпосередньо із способом живлення пов'язана організація ротового апарата: «смоктальний» тип його у міног і «руйнівальний» у міксінових (Балабай, 1936 а, б). Перший пристосований до живлення за рахунок живих вищих водяних організмів (риб), до яких присмоктуються міноги, об'їдаючи поверхневі їх тканини і висмоктуючи кров і лімфу\*. Відповідно до цього «язик» (основне пристосування до механічного здрібнення об'єктів живлення) розвинений у міног помірно, а натомість стінки ротової лійки вкриті зубами і в стінках ротової порожнини розвинена сильна смоктальна мускулатура (Балабай, 1935). Існують і інші допоміжні пристосування до смоктання — так званий гідросинус, ротова лійка, «слинна» залоза та ін. Крім того, завдяки розвиткові спеціального імагінального стравоходу, дихальний апарат цілком відокремлюється від травного каналу, що забезпечує збереження в останньому вакуума під час смоктання.

У міксінових ротовий апарат пристосований до живлення трупамі рыб\*\*, глибоко проникаючи в які, міксінові виїдають усі їх м'які частини. Відповідно до цього «язик» у міксінових надзвичайно розвинутий, і його мускулатура заповнює майже всю передню частину порожнини тіла, відсуваючи назад дихальний апарат (це відсування можна частково простежити під час ембріонального розвитку міксин). У стінках ротового апарата міксінових нема смоктальної мускулатури та відокремленого від дихального апарата стравоходу. Назогіпофізарний канал вторинно сполучається з глоткою.

Можливо, що із значним зсуванням у міксінових зябрового апарата в каудальному напрямі пов'язані і відміни в його організації порівняно з міногами. З різним способом живлення пов'язаний, очевидно, і різний розвиток органів чуття в міног і міксінових. У перших вони досить розвинені, оскільки необхідні їм при розшукуванні живої здобичі; у других — значно редуковані (органи зору і частково слуху), бо, мабуть, не використовуються при розшукуванні трупів рыб\*\*\*. З недорозвитком зазначених органів у міксіно-

\* Найновіші дані з цього питання знаходимо у Бара (1952).

\*\* Докладні спостереження з цього питання провів Пальмгрен (1927).

\*\*\* Пальмгрен на підставі спостережень в акваріумах зазначає, що міксини охочіше використовують ті трупи рыб, які довше лежали.

вих, очевидно, зв'язані слабкий розвиток неврального черепа (рис. 1) та деякі особливості будови головного мозку. Трудність проникання всередину трупів рыб, можливо, зумовила надзвичайно сильний розвиток слизових залоз у шкірі міксин і т. д.

Звичайно, не всі відміни в будові міног і міксин можна пояснити різницею способів їх живлення (наприклад, об'єднання спинних і черевних корінців спинномозкових нервів у міксінових і їх відокремленість у міног).

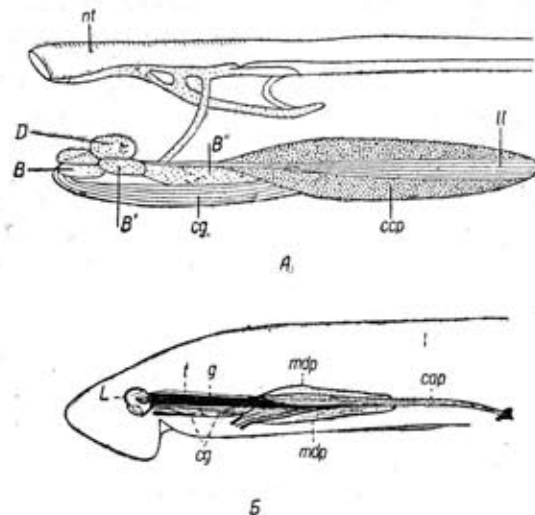


Рис. 2. А — схема мускулатури «язикового» апарата белостоми. В — те саме міноги. В, В' — сегменти «язикового» скелета белостоми; cap — m. cardio-apicalis; ccp — m. copulo-copularis; cg — mm. copulo-glossi; D — «зубна пластинка»; g — card. glossa; L — «язик»; ll — m. longitudinalis linguae; mdp — m. mandibularis post; nt — нюхова трубка; t — сухожилля довгого ретрактора «язика».

3. Поряд із зазначеними відмінами в будові міног і міксінових є такі риси подібності, наявність яких можна пояснити лише спільністю походження цих двох груп тварин. Такими рисами (крім рис, спільних для всіх Agnatha) є своєрідна будова зябрового апарата, що складається з торбинчастих зябрових мішків, розміщених всередині камер, виповнених кров'ю (навколозябрових синусів), причому зяброві мішки лежать медіально від основної скелетно-мускульної системи дихального апарата, що займає периферійне положення, наявність рогових зубів і, особливо, такої високодиференційованої і важливої для круглоротих системи, як «язикова» система. Хоч в будові цієї системи у міног і міксінових і є ряд зазначених вище відмін, зумовлених різним способом живлення тварин, але в її основі лежить одна і та сама структура (рис. 2).

При докладнішому розгляді «язикової» системи (Балабай, 1935, 1936 а, б) круглоротих бачимо, що як у міног, так і у міксінових вона складається із скелета і мускулатури; скелет в свою чергу складається із скелета власне «язика» і основного (базального) скелета всієї системи.

У міксінових скелет власне «язика» представлений тонкою хрящовою пластинкою (рис. 2А, D і рис. 3), перегнутою пополам. На внутрішніх (обернених одна до одної) поверхнях пластинки знаходяться рогові зуби, утворені епітеліальною тканиною «язика», а до заднього краю пластинки прикріплюється сухожилля (рис. 2А, t) довгого ретрактора «язика» (*m. longitudinalis linguae*, рис. 2А, ll). У міног скелет власне «язика» складається з пари хрящів (*cart. cart. supraapicales*), але посередині вони так міцно зв'язані між собою сполучнотканинними волокнами, що функціонально становлять одне ціле. На медіальних обернених одна до одної поверхнях цих хрящів знаходяться рогові зуби, а до задніх країв їх і до сполучної тканини між хрящами прикріплюється сухожилля довгого ретрактора «язика» (*m. cardio-apicalis*\*, рис. 2Б, cap).

Базальний скелет «язикової» системи у міксінових складається з трьох сегментів: переднього, середнього і заднього (рис. 2А і 3А—В, В', В''). Передній сегмент (В) складається з трьох пластинок—середньої і двох бічних, які разом утворюють ніби рівчачок, у якому лежить власне «язик». Середній сегмент (В') складається з двох пластинок, а задній (В'') — з одного великого клиновидно стоншеного на задньому кінці хряща, який за розмірами дорівнює майже обом попереднім сегментам, разом взятим. Цей хрящ щільно зв'язаний з основною мускулатурою «язика» («великим мускульним тілом», за І. Мюллером).

В базальному скелеті міноги також можна розрізнити три частини: передню, середню і задню (рис. 2Б і 3Б). Перша частина (рис. 2Б, cap) утворена апікальним хрящем (*cart. apicalis*), що формою нагадує рівчачок, у якому лежить власне «язик», і яка разом з тим бере участь також в утворенні скелета язика. Цікаво відзначити, що у морської міноги, за даними Паркера, середня частина апікального хряща відокремлена від двох бічних прошарками сполучної тканини, що збільшує подібність цього хряща до переднього сегмента базального скелета міксінових. Середня частина базального скелета міноги (рис. 3) являє собою невеличкий хрящик (*cart. interglossa*), що, ніби вставка, розташований між щойно згаданою передньою і задньою частинами розглядуваного скелета. Зрештою, задня частина базального скелета міноги, подібно до відповідного сегмента міксінових, утворена великим видовженим клиновидним хрящем (*cart. glossa*), що поступово стоншується на задньому кінці і щільно зв'язаний з основною частиною «язикової» мускулатури (рис. 2 і 3, g).

\* Назви скелетних елементів міксінових подано за Еерс і Джексон (1901), а скелета і мускулатури міноги за Третьяковим (1926).

«Язикова» мускулатура у тварин обох груп складається з двох головних частин: основної частини («велике мускульне тіло») і вентральної мускулатури (рис. 2).

Перша група мускулів у міксінових складається з довгого ретрактора «язика» (*m. longitudinalis linguae*, рис. 2А, ll), який простягається від зябрової ділянки до рівня велюма і потім довгим сухожиллям прикріплюється до заднього краю «язикової» пластинки, і з трубчастого мускула, що, як піхва, одягає ретрактор на протязі майже всієї його довжини (*m. sorulo-sorularis*, рис. 2А, csp). Ці мускули разом утворюють вальцовате «велике мускульне тіло».

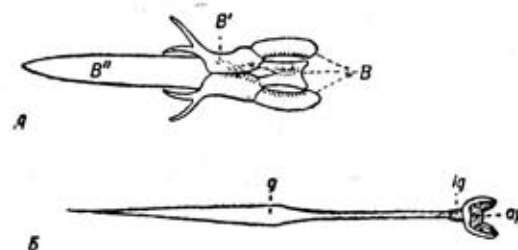


Рис. 3. А — основний скелет «язикової» системи бделостоми. Б — те саме міноги. ap — *cart. apicalis*; g — *cart. glossa*; ig — *cart. interglossa*; B, B', B'' — сегменти скелета бделостоми.

У міног відповідна мускулатура складається також з довгого ретрактора «язика» (*m. cardio-apicalis*, рис. 2Б, cap), що простягається під усім зябровим апаратом і довгим сухожиллям (рис. 2Б, t) прикріплюється до заднього краю «язикового» скелета і трубчастого мускула (*m. mandibularis post.*, рис. 2Б, mdp), який обгортає значну частину ретрактора.

Іннервація розглянутої мускулатури здійснюється в обох груп тварин однією і тією самою гілкою трійчастого нерва — п. *taxillaris internus*, за П. Фюрбрінгером (1875).

Подібність будови цієї своєрідної мускулатури у міног і міксінів дуже виразна.

Друга група мускулів — вентральна мускулатура — своїм розвитком значно поступається перед основною мускулатурою. У тварин обох груп вона складається з двох пар видовжених мускулів (рис. 2, cg), розміщених під базальним скелетом. Починаються обидві пари мускулів біля щойно згаданого скелета і прикріплюються до «язика». Функцією цих мускулів (разом з довгим ретрактором) зумовлюються рухи «язика» міног і міксінових.

Як уже згадувалося, зазначену подібність в будові, функції і іннервації «язикової» системи міног і міксінових можна пояснити лише спільністю походження обох груп круглоротих.

Із сказаного разом з тим випливає, що виділення міног і міксінів в дві різні групи, з яких одна стоїть ближче до цефаласпід, а друга

до птераспід (Стеншьо), навряд чи можна визнати вдалим. Нам здається, що погляд щодо існування спільної групи круглоротих значно правильніший.

### Про положення в системі групи гетерострак

З питанням про взаємовідношення між міногами і міксиновими тісно пов'язане питання про філогенетичні взаємовідношення між міксиновими і гетеростраками. При розгляді його ми зупинимося на більш-менш типових гетеростраках (з розвиненими кістковими покривними пластинками); об'єктами дальшого нашого розгляду будуть родини Coelolepidae і Flebolepidae.

Раніше гетерострак звичайно розглядали як групу більш-менш рівноцінну (в таксономічному відношенні) іншим групам остракодерм (Кієр і Гайнтц, 1935). Кієр (1924) на підставі наявності в гетерострак парних органів нюху протиставив їх усім іншим безщелепним, а пізніше (Кієр, 1933; Кієр і Гайнтц, 1935) поділив усіх безщелепних на дві групи: Monorhina і Diplorhina, відносячи до першої Osteostraci і Cyclostomata, а до другої Heterostraci і Thelodonti. Отже, Кієр підкреслив особливості будови Heterostraci, якими вони відрізняються від усіх інших безщелепних\*.

Стеншьо (1927), праця якого була опублікована незабаром після першої із згаданих праць Кієра, не врахував міркувань цього автора і об'єднав гетерострак з міксиновими в групу Pteraspidoformi, яку протиставив групі Cephalaspidoformi, що об'єднує остеострак, анаспід і циклостом. Підставою для такого об'єднання у Стеншьо було:

- 1) нібито однакове (етмоїдальне) походження передньої частини голови, що проявляється в однаковому розміщенні її відносно нюхових отворів, які відкриваються на передньому кінці голови;
- 2) наявність у тварин обох груп лише одного зовнішнього зябрового отвору;
- 3) подібність форми тіла птераспід і ембріонів міксин.

Тлумачення Стеншьо критикував ряд авторів, а найбільш ґрунтовно Д. Обручев (1945, 1949). Обручев посилається на парність органів нюху у гетерострак і на значне віддалення цих органів від переднього кінця мозку, в той час як у міксин нюхова капсула непарна і прилягає безпосередньо до переднього кінця мозку; термінальне ж положення нюхового отвору у міксинових зв'язане з тим, що нюхова трубка у них видовжена (рис. 1А). Далі автор відзначає необґрунтованість припущення Стеншьо про наявність у птераспід назогіпофізарного комплексу і сполучення його з ротовою порожниною, для якого, власне, немає ніяких фактичних даних. Нарешті, автор відзначає вторинний характер єдиного зовнішнього зябрового отвору в міксин, оскільки у бделостом кожний зябровий мішок має окремий зябровий отвір.

\* Менш вдалою є, безперечно, спроба автора в першій із зазначених праць об'єднати в групі Diplorhina гетерострак з щелепноротими.

Не можна не визнати цілковитої слушності зауважень Обручева. Крім того, до них слід додати, що будова ростральної ділянки голови у гетерострак і міксинових зовсім різна. У міксинових вона утворена передньою частиною вісцерального апарата, саме стінками



Рис. 4. *Pteraspis rostrata* Agas. (за Уайтом, 1935).  
op — ротові пластинки; r — ростром.

ротового апарата з «язиком», що знаходиться в ньому, і частково носовою трубкою (рис. 1А)\*. Ротовий отвір розташований на передньому кінці цієї ділянки. У птераспід же цей відділ голови являв собою, очевидно, суцільний скелетний утвір (щось на зразок рострума селяхій); ротовий отвір знаходився в його основі (порівн. рис. 1А і рис. 4, op). Крім того, розміри рострума у різних видів варіювали, особливо у форм різного геологічного віку (*Poraspis braevis* Kiaer, *Poraspis rostrata* Kiaer і *Pteraspis dunensis* Roemer), а у псамостеїд і дрепанаспід ростром зовсім не був розвинутий. Все це аж ніяк не дозволяє ототожнювати «ростром» гетерострак і преназальну ділянку голови міксинових.

Щождо подібності форм тіла птераспід і ембріонів міксин, то ті рисунки Діна (1899), на які посилається Стеншьо, показують, що сплюснена форма тіла ембріонів міксин (яка робить їх подібними до птераспід) пов'язана із значною кількістю жовтка в яйцях цих форм, на поверхні якого і лежать розпластані ембріони. В міру зменшення кількості жовтка зникає і сплюснутість форми тіла ембріонів. Цей момент Стеншьо цілком ігнорував.

Із сказаного бачимо, що твердження Стеншьо про близьку спорідненість гетерострак і міксин не досить обґрунтоване. Навпаки, парність органів нюху гетерострак, яка свідчить про відсутність у них назогіпофізарного комплексу типу круглоротих, вказує на

\* Цей факт свідчить, наскільки недоречно говорив Стеншьо про «етмоїдальне» походження цієї ділянки у міксинових.

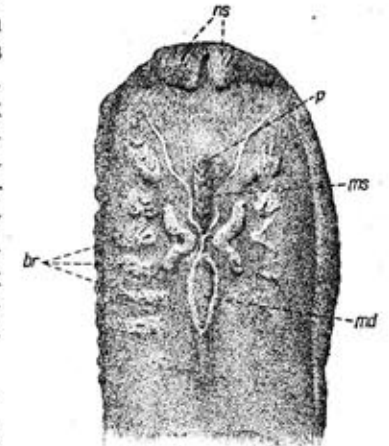


Рис. 5. *Homaspis nitidus* Kiaer. Ядро (за Кієр і Гайнтц, 1935). br — зяброві мішки; md — довгастий мозок; ms — середній мозок; ns — нюхові мішки; p — пінеальне око.



відмінність цієї групи тварин від усіх інших безщелепних. Погляди Кієра в цьому відношенні здаються нам значно правильнішими, ніж твердження Стеншьо. Могло б взагалі постати питання про виключення гетерострак з групи Agnatha (міркування про гетерострак і гнатостом Обручева, 1949). Але цьому суперечать не тільки і, може, не стільки безщелепний рот їх, скільки будова зябрових мішків, що нагадує будову мішків круглоротих (рис. 5). Взагалі, зважаючи на різноманітну структуру ротового апарата безщелепних, може, правильніше було б застосовувати до цієї групи запропонований Северцовим термін «Entobranchiata», який підкреслює найбільш загальну і характерну ознаку в організації цієї гілки хребетних: внутрішнє положення зябрових листочків по відношенню до основної скелетно-мускульної системи.

### Про положення в системі групи целолепід

Питання про положення в системі групи целолепід (рис. 6) окремі автори розв'язували по-різному. У зв'язку із своєрідністю будови целолепід та недостатньою їх вивченістю цю групу відносили до селакій, акантодій, остеострак і, нарешті, до гетерострак (куди їх відніс Траквер, 1899).

Погляд Траквера був прийнятий багатьма дослідниками (Кієр і Гайтц, 1935) і особливо підтриманий Стеншьо, після чого він став майже загально визнаним\*. Лише поодинокі автори продовжували дотримуватись інших поглядів у цьому питанні.

Проте, оцінюючи твердження Траквера, можна бачити, що цей автор включив целолепід в групу гетерострак частково на підставі подібності зовнішньої їх морфології (особливо з псамостеїдами і дрепанаспідами — подібність форми тіла і розміщення очей) і мікроструктури скелета (шкіряних зубів целолепід і дентинових реберць гетерострак), але головним чином, виходячи, очевидно, з бажання побудувати стрункий ряд форм від селакій — через целолепід, псамостеїд і дрепанаспід — до птераспід.

Стеншьо, підтримуючи погляди Траквера, відзначає, що за будовою внутрішнього скелета (наскільки ця будова відома) целолепіді подібні до цефаласпід, а за імовірним ентодермальним походженням зябрів — до безщелепних взагалі. І лише в двох ознаках — у розміщенні очей, рота і нюхових отворів та в будові окципітальної частини черепа — автор вбачає подібність целолепід саме до групи Heterostraci. Таким чином, Стеншьо по суті більше доводить близькість целолепід до Agnatha в цілому, ніж до групи гетерострак зокрема.

Як і Траквер, Стеншьо ставить целолепід в ряд форм з поступовою еволюцією скелета, але відповідно до своїх загальних концеп-

\* Номенклатура і поділ на таксономічні одиниці у авторів тут дуже різні, але суть — зближення целолепід з гетеростраками — лишається та сама. Стеншьо, наприклад, розглядає целолепід, птераспід і дрепанаспід як родини ряду Heterostraci, а в праці Кієра і Гайтца (1936), опублікованій після смерті Кієра, Heterostraci і Thelodonti є рядами підкласу Pteraspidomorphi і т. д.

цій ставить їх не на початку ствола Heterostraci, а в його кінці, як тварин з кінцевою стадією редукції згаданого скелета.

З приводу міркувань Стеншьо треба ще зауважити, що вони базуються в значній мірі не на фактичних даних, а на припущеннях автора щодо будови внутрішнього скелета, окципітальної ділянки черепа, зябрів тощо. Даних же про організацію целолепід у нас дуже мало: відомі лише зовнішня будова цих форм та дещо про будову їх зябрових щілин (і в літературі ще й досі фігурує рисунок *Thelodus Pagei* за Траквером, наведений і в цій статті, на нього посилається і Стеншьо). Але й ці дані різні автори трактують по-різному, і на підставі таких даних трудно оцінювати організацію целолепід і визначити їх положення у системі. Можна лише з певністю сказати, що зовнішня подібність целолепід і дрепанаспід не дає ще підстав для включення їх в групу гетерострак. Не дає вона підстав і для включення целолепід до групи Agnatha взагалі.



Рис. 6. *Thelodus Pagei* (за Траквером, 1899).

Якщо ж на підставі відсутності у целолепід виразних ознак щелепноротих і віднести їх до безщелепних, то здається найдоцільнішим виділити їх в окрему групу — Thelodonti, рівноцінну групі Diplorhina.

В дальшому слід точніше дослідити структуру цих форм і визначити їх місце в системі.

Зовсім не розв'язаним лишається питання про місце в системі родини Phlebolepidae. За деякими ознаками представники цієї родини наближаються до щелепноротих (Обручев, 1945), і тому трудно наважитися лишити їх в числі безщелепних. Отже, питання про положення в системі цих форм доводиться визнати поки що відкритим.

### Порівняння остеострак, круглоротих і анаспід

Стеншьо виразно показав велику подібність остеострак (рис. 7) і міног і висунув думку про походження міног від цефаласпідоподібних предків через анаспід (рис. 10). Багато авторів, особливо налеонтологів, прийняло цю думку, але ряд з них говорить про походження від остеострак не тільки міног, але і всіх круглоротих взагалі (наприклад, Ромер, 1939).



Не відхиляючи незаперечного факту подібності циклостом і остеоострак, зупинимося на питанні про можливість походження перших від других.

Крім загальних міркувань про глибоку спеціалізацію цефаласпід у напрямі цілком іншому, ніж круглоротих, у зв'язку з чим трудно припустити походження останніх від цефаласпід (Северцов, Дерюгін), тим більше, що розвиток від цефаласпід до круглоротих повинен був супроводжуватись значними процесами редукції, проти зазначеного погляду говорять ще таке:

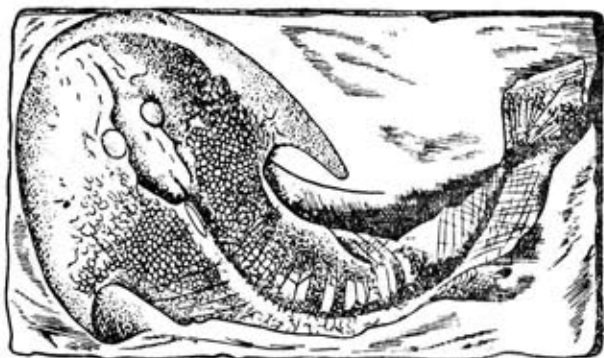


Рис. 7. *Cephalaspis murchisoni* (за Циттелем, 1923, з Северцова, 1939).

1. Стеншьо надає великого значення організації личинок міног, особливо слизохрящового їх скелета, який автор ототожнює з ендоскелетом цефаласпід, що підстилав кістковий екзоскелет цих форм. В разі правильності такого припущення слизохрящовий скелет сучасного амоцета являв би собою залишок скелета цефаласпід і, значить, служив би безпосереднім доказом походження сучасних круглоротих від панцирних форм. Але, як показали наші спостереження (Балабай, 1953, 1954), організацію амоцета не можна так беззастережно вважати первинною, примітивною, як це робить багато авторів, і в тому числі Стеншьо. Щождо слизохрящового скелета зокрема, то ні вивчення його метаморфозу (Балабай, 1946, 1948 в), ні порівняння з цефаласпідами (Балабай, 1953) не дає підстави вважати його за структуру, гомологічну ендоскелетові цефаласпід, і розглядати як рештку скелета панцирних форм. Цим значно послаблюється концепція про зв'язки круглоротих з викопними остракодермами.

2. Організація вісцерального апарата цефаласпід дуже відрізняється від його організації у круглоротих розміщенням бранхіометрів, а саме: в усіх хребетних вісцеральні елементи іннервації VII нерва («гіюїдний» бранхіомер) лежать на рівні слухової капсули, елементи іннервації V нерва лежать спереду від слухової капсули, а елементи іннервації IX й X нервів — ззаду останньої.

У цефаласпід же, як можна бачити з рис. 8, елементи іннервації не тільки VII, але і IX нерва лежать спереду не лише від слухового відділу, але і від орбіт. Елементи іннервації  $X_1$  нерва лежать також спереду від слухової капсули, і тільки елементи іннервації  $X_{2-6}$  нервів розташовані позаду останньої.

Те саме, але ще у виразнішій формі можна бачити при розгляді преназальної ділянки голови цефаласпід і циклостом. Стеншьо, як і свого часу Гаскел, підкреслив подібність цієї ділянки у цефаласпід і амоцета. Справді, при зовнішньому огляді з дорзального боку можна бачити ніби подібність цих утворів у загальній їх формі і розміщенні спереду від назогіпофізарного отвору\*. Але в амоцета ця ділянка утворена так званою верхньою губою, що складається в основному з маси вісцеральної мускулатури (*m. labialis*), яка іннервується, як і мускулатура передньої частини стінок ротової порожнини, «максиллярною» гілкою п. *trigeminus* II (Северцов, 1916). Така іннервація (як і розвиток) свідчить про утворення верхньої губи за рахунок мускулатури стінок ротової порожнини, а це свідчить про утворення верхньої губи в межах одного лише бранхіомера — можливо, бранхіомера колишньої іннервації  $V_1$  нерва, чутливі компоненти якого і тепер проходять у верхню губу.

Преназальна ділянка сформованої міноги, хоч і має складну будову, розвивається, як показують спостереження над метаморфозом (Балабай, 1946, 1948, 1954), в межах того самого бранхіомера: між верхньою губою — з одного боку і областю нюхової капсули — з другого. При цьому верхня губа значно відсувається рострально і перетворюється на частину ротової лійки.

У остеоострак же в утворенні преназальної ділянки беруть участь, крім дорзального щита, елементи принаймні трьох вісцеральних метамерів: іннервації  $V_1$ ,  $V_2$  і VII нервів (рис. 8).

Про зсування в ростральному напрямі бранхіомерів у цефаласпід свідчить, зрештою, і проходження головних нервів у цих форм. У всіх хребетних, зокрема у круглоротих, вісцеральні компоненти

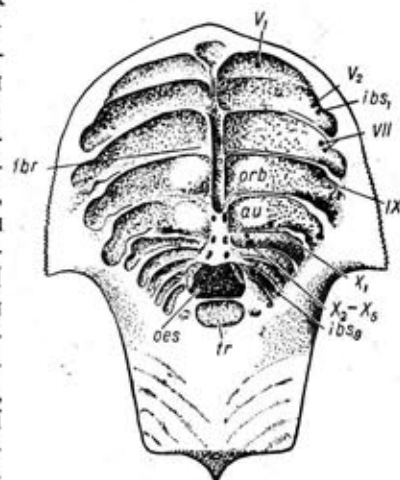


Рис. 8. *Kiaeraspis auchenaspidoides*. Реконструкція головного щита з вентрального боку (за Стеншьо, 1927): *au* — опуклість слухової капсули; *ibr* — інтербранхіальне ребро; *ibs* — інтербранхіальна септа; *oes* — отвір для стравоходу; *orb* — опуклість орбіти; *tr* — отвір для артеріального стовбура; цифрами позначені отвори для головних нервів.

\* Проте таке порівняння навряд чи має значення, бо морфологічна оцінка структур амоцета показала, що більшість передзябрових структур цієї форми має вторинний личинковий характер (Балабай, 1954).

VII і IX нервів, вийшовши з черепа, ідуть вниз і частково назад. У цефаласпід же (рис. 9) ці нерви, відійшовши від мозку, повертають вниз і наперед і йдуть у цьому напрямі на певну віддаль до іннервованих ними елементів. Частково цей напрям зберігається і в передніх гілках п. vagus.

Якщо ж предками круглоротих вважати цефаласпідоподібних, то треба припустити, що вісцеральні елементи, зсунуті в останніх наперед, повернулися знову каудально — у вихідне положення, а потім уже передиференціювалися в такому напрямі, як у цикло-

стом. Проте ніяких фактичних даних про такі «мандрівки» бранхіомерів вперед і назад нема, і вони здаються мало ймовірними.

3. Цефаласпід захоплювали їжу, як можна думати, зважаючи на їх будову, за допомогою струму води, який з силою втягувався в рот завдяки значному об'єму вісцеральної порожнини (що зумовлювалося значним розширенням всього вісцерального апарата)\*. В ротовому ж апараті круглоротих головним пристосуванням до живлення є специфічна для цих форм система «язика». Як за структурою, так і за функціями це настільки відмінні пристосування, що вважати одне похідним другого навряд чи можливо.

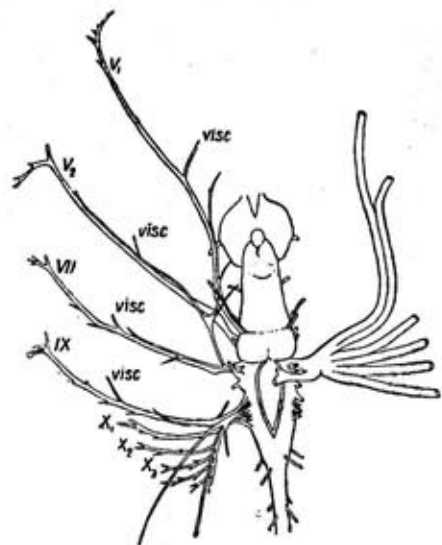


Рис. 9. Проходження головних нервів у цефаласпід (за Стенсько, 1927).

Враховуючи все сказане, доводиться відмовитися від погляду на походження круглоротих (або тільки міног) від остеоострак. Здається більш імовірним, що диференціація організації остеоострак і круглоротих, зокрема розвиток їх вісцерального апарата, відбувалася в межах кожної з розглядуваних груп у значній мірі вже незалежно — після їх відокремлення від спільних вихідних предків. Тим самим розгляд питання про походження круглоротих від остеоострак переводиться в площину припущення про спільність лише вихідних генералізованих їх предків (Дерюгін, 1928; Третьяков, 1929; Северцов, 1939).

Д. Обручев, який приймає концепцію Стенсько про походження круглоротих від остракодерм, але вважає цефаласпідоподібних предками всіх круглоротих, особливу увагу приділяє назогіпофізарному комплексові. Він вважає, що цей комплекс міг розвинутися

\* Аналогічне розширення ротової порожнини із сучасних форм бачимо у Lophiiformes.

лише в бентосних форм, тобто у форм, подібних до викопних остеоострак, від яких перейшов до анаспід і далі — до предків круглоротих. Але треба зауважити, що об'єднання нюхових і гіпофізарного отворів шляхом розростання верхньої стінки ротової порожнини могло відбутися також у форм з підземно-підводним способом життя, подібним до способу життя ланцетника і амоцета, у яких таке перетворення повинно було мати особливо велике значення як пристосування для захисту органів нюху при занурюванні і просуванні тварини в ґрунті дна водойм. Саме таким способом життя можна було б цілком природно пояснити і ентодермальне походжен-

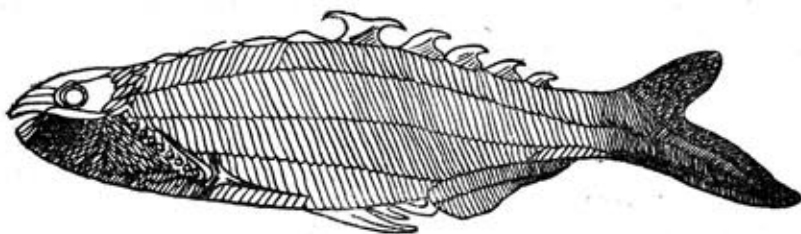


Рис. 10. *Birkenia elegans* Tr ag. (за Стенсоном, 1928).

ня зябрів та поверхнєве розміщення зябрового скелета у предків круглоротих, а також тенденцію до занурювання в ґрунт сучасних круглоротих: амоцета, міксин і нестатовозрілих міног. З таких предківських форм могли розвинути в трьох різних напрямках бентосні цефаласпіді, нектонні анаспіді і сучасні круглороті (які найбільше зберегли зв'язок з ґрунтом).

Введення групи Anaspida (рис. 10) як проміжної між цефаласпідами й круглоротими (Стенсько) мало допомагає справі обґрунтування гіпотези про походження других від перших: відомий нам (хоч і дуже недостатньо) характер організації цих форм свідчить про те, що Anaspida — група, спеціалізована в напрямі, відмінному від напрямів спеціалізації і остеоострак, і циклостом. Це видно, поперше, з організації ротового апарата анаспід. Відсутність в анаспід зовнішніх зябрових отворів у передній частині голови свідчить, що в них уже був диференційований ротовий апарат, чого, очевидно, не було ще у остеоострак. Але характер ротового отвору — цілком риб'ячого типу (Кіер, 1924, рис. 9, табл. XIII та рис. 1 і 24 в тексті; Стенсько, 1928, рис. 5, 7) — виразно показує на глибоку відмінність цього апарата як від ротового апарата остеоострак, так і особливо від ротового апарата сучасних циклостом. І припустити, що останній розвинувся з ротового апарата анаспід, здається навряд чи можливим.

По-друге, розташування гостро навскіс і щільна зближеність зовнішніх зябрових отворів анаспід свідчать про відміну і зябрового апарата цих форм від апарата циклостом і остеоострак. По-третє, кількість зовнішніх зябрових отворів — мінімум шість — показує,



що передзяброва ділянка анаспід була утворена не більше як чотирма бранхіомерами (якщо вихідна кількість останніх дорівнювала десяти, як у остеоострак); тимчасом у остеоострак одна преназальна частина голови (що відповідає лише невеликій частині пребранхіальної ділянки анаспід) включала щонайменше три бранхіомери: іннервації V<sub>1</sub>, V<sub>2</sub>, VII нервів. Отже, і в цьому випадку довелося б припустити пересування бранхіомерів спочатку наперед (у остеоострак), а потім назад, що, як ми вже говорили, є дуже малоймовірним.

Зрештою, за мікросструктурою зовнішній скелет анаспід, як показав Гросс (1938), значно відрізняється від скелета остеоострак (цефаласпід), що також спростовує припущення про безпосередні генетичні зв'язки між цими формами.

Враховуючи все сказане, здається так само трудно припустити походження круглоротих від анаспід (а цих останніх — від остеоострак), як і безпосереднє походження циклостом від цефаласпідоподібних предків.

Швидше можна було б думати, як уже згадувалося вище, що всі ці три групи взяли початок від спільних предків, але надалі розвивалися кожна незалежно одна від одної.

Всі ці три групи можна об'єднати, ідучи за Кіером, у групу Monorhina, рівноцінну двом попереднім групам агнат: Diplorhina і Thelodonti.

Висвітлення питання про характер організації спільних предків Monorhina не входить в завдання даної статті. Проте зазначимо, що, виходячи з наявності значних відмін у будові остеоострак, анаспід і круглоротих, можна думати, що це були тварини з малодиференційованою організацією, що й дало можливість розвинутися з них таким відмінним формам, як три гілки Monorhina.

Щодо одного з найскладніших питань еволюції Agnatha — походження кісткової тканини, — то, в разі правильності нашого припущення про незалежність диференціації остеоострак, анаспід і циклостом, відпадає необхідність приймати існування такої тканини вже в спільних предків Monorhina. Це цілком збігається з висловленим вище припущенням про відносно низьку організацію цих спільних предків.

#### Про положення в системі групи Palaeospondyloidea

Мой-Томас (1940) відніс палеоспондилід до групи плакодерм, і ця думка, здається, знаходить підтримку у ряду авторів. Раніше багато авторів протягом тривалого часу відносило палеоспондилід до групи Agnatha. Це є чи не найбільш невдалою спробою з усіх інших щодо визначення положення цієї форми в системі\*.

Як відзначив уже Дерюгін (1921, 1923), проти цього, серед інших ознак, свідчить почленованість зябрових дужок палеоспондилюса. Справді, однією з найхарактерніших ознак групи Agnatha

\* Палеоспондилюса відносили до різних груп нижчих хребетних: круглоротих, Agnatha взагалі, селакій, дводішних, плакодерм і навіть амфібій (див. бібліографічний огляд у Дерюгіна, 1921, і Мой-Томас, 1940).

є зовнішнє положення їх зябрового скелета по відношенню до зябрових листочків (що мають ентодермальне походження). На такому скелеті ніби підвишені зяброві мішки, і відповідно до цього він має суцільні еластичні дужки. Навпаки, у гнатостом скелет лежить медіально від зябрових листочків (що мають ектодермальне походження) і підтримує їх, ніби підпираючи зсередини. Відповідно до цього елементи зябрового скелета міцні і мало еластичні, але почленовані на окремі рухомо сполучені між собою частини. Цим, можна думати, зумовлений і різний характер ротового апарата агнат і гнатостом (бо щелепний апарат розвинувся, очевидно, саме на базі почленованих зябрових дужок) і ряд істотних відмін в їх зябровому апараті (зокрема торбинчасті зяброві мішки і кровоносні синуси навколо них, що можуть передавати мішкам вплив периферичної скелетно-мускульної системи зябрового апарата).

Зрозуміло, що почленованість зябрових дужок Palaeospondylus аж ніяк не говорить на користь належності його до групи безщелепних. Навпаки, ця ознака швидше свідчить про близькість його до групи гнатостом або, можливо, як думає Дерюгін (1921), до окремої третьої гілки хребетних — Cryptostomata.

Таке припущення Дерюгіна цілком підтверджується наявністю значної кількості решток нижчих хребетних, які з трудом вкладаються в рамки існуючої системи і кількість яких щодалі збільшується. Можна думати, що нижчі хребетні становили велику і різноманітну групу, з якої нам поки що відома тільки невелика кількість форм і яка повніше буде представлена лише в результаті дальших наполегливих досліджень.

#### Підсумки

Підсумовуючи вищесказане, можна думати, що:

1. Міноги і міксинові, всупереч твердженням Стеншю, є близько споріднені групи, що утворюють одну монофілітичну групу круглоротих.

2. Круглороті, Anaspida і Osteostraci становлять три окремі гілки Monorhina, що мали спільне походження, але надалі еволюціонували незалежно одна від одної.

3. Heterostraci являють собою другу гілку Agnatha, яку, виходячи з відсутності у них назогіпофізарного комплексу, слід протиставити гілці Monorhina і, ідучи за Кіером, назвати Diplorhina.

4. Маловідомих щодо своєї внутрішньої будови целолепід можна було б також розглядати як окрему гілку агнат — Thelodonti.

5. Всі три гілки Agnatha (Monorhina, Diplorhina, Thelodonti) мають, очевидно, спільне походження від вихідних генералізованих предків — Entobranchiata primitivi\*, які, очевидно, мали ще досить низьку організацію.

6. Palaeospondyloidea, як показує будова вісцерального скелета, значно відрізняються від безщелепних і повинні бути або приєднані до групи щелепноротих, або відокремлені у цілком самостійну групу, як це пропонував у свій час Дерюгін (1921, 1923).

\* Термін Северцова, 1939.



## ЛИТЕРАТУРА

- Балабай П. П., Спроба аналізу функціональних взаємовідношень у ротовому апараті петромізонтид, Труды Ін-ту зоол. ВУАН, III, 1935.
- Балабай П. П., Аналіз функціональних властивостей ротового апарата міксінових, Труды Ін-ту зоол. АН УРСР, X, 1936 а.
- Балабай П. П., Про філогенез апарата захоплення їжі у Cyclostomata, Там же, 1936 б.
- Балабай П. П., Метаморфоз висцерального апарата миноги, ДАН СССР, LIII, 8, 1946.
- Балабай П. П., О положенні в системі групи Heterostraci, ДАН СССР, LX, 3, 1948 а.
- Балабай П. П., К сравнению висцерального апарата Osteostraci Anaspidae и Cyclostomata, ДАН СССР, LX, 4, 1948 б.
- Балабай П. П., К вопросу о замещении слизистохрящевой ткани дефинитивным хрящем в онтогенезе миноги, Зоол. журн., XXVII, 3, 1948 в.
- Балабай П. П., К морфологической характеристике личинки миноги, Зоол. журн., XXXII, 4, 1953.
- Балабай П. П., До морфологічної характеристики личинки міноги, Наук. зап. Львів. природ. музею АН УРСР, III, 1954.
- Балабай П. П., Метаморфоз висцерального апарата міноги, Там же, 1954.
- Берг Л. С., Система рыбообразных и рыб, Труды зоол. ин-та, т. 2, 1940.
- Давиташвили Л. Ш., Курс палеонтологии, 1949.
- Дерюгин К. М., Филогенетическое значение группы Cyclostomata и «близких» к ней ископаемых форм, Ежегод. русск. палеонт. об-ва, III, 1921.
- Дерюгин К. М., К вопросу о предках Cyclostomata, Труды I Всерос. съезда зоологов, анат. и гистол., 1923.
- Дерюгин К. М., Древнейшие ископаемые позвоночные, Природа, № 6, 1928.
- Обручев Д. В., О находках древнейших позвоночных, Природа, № 1, 1941.
- Обручев Д. В., Новая реконструкция Dgeranaspis, ДАН СССР, XLI, 6, 1943.
- Обручев Д. В., Попытка реконструкции Psammiolepis paradoxa, ДАН СССР, XLII, 3, 1944.
- Обручев Д. В., Эволюция Agnatha, Зоол. журн., XXIV, 5, 1945.
- Обручев Д. В., О происхождении круглоротых, Сборн. памяти акад. Борисьяка, 1949.
- Ромер А. Ш., Палеонтология позвоночных, Техиздат, 1939.
- Северцов А. Н., Морфологические закономерности эволюции, Изд-во АН СССР, М.—Л., 1939.
- Третьяков Д. К., Походження хордових тварин, Зап. фіз.-мат. відд. ВУАН, V, 1931.
- Ayers H. and Jackson C., Morphology of the Myxinoidei, Journ. Morph., XVII, 2, 1901.
- Bahr K., Beiträge zur Biologie des Flussneunauges, Zool. Jahrb. (Systematik), 81, 4, 1952.
- Dean B., On the embryology of bdellostoma Stouti, Kupfer's Festschr., 1899.
- Fürbringer P., Untersuchungen zur vergleichenden Anatomie der Musculatur des Kopfskeletts der Cyclostomen, Jen. Zeit., 9, 1875.
- Gross W., Der histologische Aufbau der Anaspidenschuppen, Norsk. geol. tidskr., 17, 1938.
- Kiaer J., The Downtonian, Fauna of Norway, Wideskaps., Skrift, I, Mat.-nat. Kl., № 6, 1924.
- Kiaer J., The Downtonian and Devonian Vertebrates of Spitsbergen. Skr. Svalb. Ishavet, 52, 1932.
- Kiaer J. and Heintz A., The Downtonian a. Devonian Vertebrates of Spitsbergen, Skr. Svalb. Ishavet, 40, 1935.
- Moy-Thomas J., The Devonian Fish Palaeospondylus gunni Traquair, Phil. Trans. Roy. Soc. London, Ser. B, Biol. Sc., № 573, v. 230, 1940.
- Palmgren A., Aquarium experiments with the hagfish. (Myxine glutinosa L.), Acta zool., 8, 1, 1927.
- Stensio E., The Downtonian and Devonian Vertebrates of Spitsbergen, Skr. Svalb. Nord, 12, 1927.

- Stensio E., The Cephalaspids of Great Britain, Brit. Mus. (Nat. Hist.), London, 1932.
- Stetson H. C., A restoration of the Anaspid Birkenia elegans Traquair, Journ. Geol., XXXVI, 5, 1928.
- Traquair R. H., On Thelodus Pagei Powrie, Trans. Roy. Soc., Edinburgh, XXXIX, II, 1899.
- Tretjakoff D., Das Skelett und die Muskulatur im Kopfe des Flussneunauges, Zeit. wiss. Zool., 128, 2, 1926.
- Tretjakoff D., Ursprung der Chordaten, Zeit. wiss. Zool., 134, 4, 1929.
- White E. S., The Ostracoderm Pteraspis Kner and the relationships of the Agnathous Vertebrates, Phil. Trans. Roy. Soc. London, Ser. B, № 527, v. 225, 1935.

## О ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКИХ ВЗАИМООТНОШЕНИЯХ В ГРУППЕ БЕСЧЕЛЮСТНЫХ

П. П. Балабай

Резюме

Вопрос о филогенетических взаимоотношениях в группе Agnatha разными авторами решается чрезвычайно различно, и некоторые из этих решений диаметрально противоположны друг другу (см. схему).

Такое разнообразие взглядов зависит отчасти от недостаточности наших сведений об организации ископаемых агнат, отчасти от неправильных теоретических обобщений, сделанных в работах Стеншё (1927, 1932), оказавших большое влияние на современных зоологов и палеонтологов.

Автор настоящей статьи попытался оценить организацию бесчелюстных, обращая внимание в первую очередь на организацию висцерального их аппарата, изучению которого у круглоротых был посвящен ряд предыдущих его исследований (Балабай, 1935—1954).

Точка зрения Стеншё (1927) о дифилетическом происхождении современных круглоротых не подтверждается при детальном сравнении организации этих форм. Ряд структур висцерального аппарата, в особенности система «языка» (рис. 2, 3), обнаруживает такое глубокое сходство, которое невозможно объяснить иначе, как общностью их происхождения.

С другой стороны, главнейшие отличия между миногами и миксиновыми в большинстве случаев без труда объясняются приспособлением их к разному способу питания, накладывающему свой отпечаток не только на ротовой и непосредственно связанный с ним жаберный аппарат этих форм, но и на строение органов чувств, центральной нервной системы и пр.

При более внимательном сравнении организации Heterostraci и миксиновых взгляды Стеншё на близкое родство этих групп не подтверждаются. В частности, суждение Стеншё о сходном происхождении рострального отдела головы у животных обеих групп оказывается основанным на признаке вторичного характера — на наличии у миксиновых длинной обонятельной трубки, отодвигающей наружное обонятельное отверстие («ноздрию») на передний конец

головы (рис. 1), благодаря чему оно приобретает сходство с терминальным положением обонятельных отверстий у птераспид (рис. 5).

Наоборот, отсутствие у гетерострак назогипофизарного комплекса, свойственного круглоротым, Osteostraci и Anaspida (и обусловившего у последних наличие непарного назогипофизарного отверстия и преназального отдела головы), заставляет противопоставить гетерострак этим трем группам, как отдельную группу бесчелюстных (Киер, 1924, 1932).

Заемствованный у Геккеля термин Киера Diplorhina для данной группы представляется нам достаточно удачным.

Недостаточность сведений о внутреннем строении целолепид заставляет с большой осторожностью относиться к вопросу о положении в системе этой группы. Сходства внешней формы тела и наличия кожных зубов (Траквэр, Стеншё) не достаточно для включения их в состав Heterostraci.

Возможно, что наиболее целесообразно было бы выделить целолепид (может быть, временно) в отдельную группу Thelodonti, равноценную вышеупомянутой группе Diplorhina.

Сравнение висцерального аппарата остеоострак с прочими позвоночными показывает значительное сдвигание у них передних бранхиомеров в роstralном направлении: дуги иннервации, например, VII и IX нервов, лежащие у всех других позвоночных первая — на уровне слуховой капсулы, а вторая — позади последней, у остеоострак находится впереди орбит (рис. 8).

О таком же сдвигании бранхиомеров у остеоострак свидетельствует и то, что висцеральные нервы (VII, IX) \* у них идут вниз и вперед, а не назад, как у прочих позвоночных (рис. 9).

В связи со сказанным, а также с рядом других фактов представляется весьма затруднительным говорить о происхождении современных круглоротых (или только миног) от группы Osteostraci, как это вслед за Стеншё делает ряд других исследователей.

Также маловероятным кажется взгляд на анаспид как на группу, промежуточную между остеоостраками и круглоротыми (Стеншё, 1927). Характер ротового отверстия (чисто рыбьего типа), положение наружных жаберных отверстий, микроструктура скелета (Гросс, 1938) и пр. свидетельствуют о глубоких отличиях этих форм как от остеоострак, так и от циклостом.

Более вероятным кажется предположение об общем происхождении этих трех групп с дальнейшим независимым развитием и дифференциацией каждой из них.

Все эти три группы можно было бы объединить в группу Mopoghina, равноценную группам Diplorhina и Thelodonti.

Организация общих предков Mopoghina представляется во многих отношениях весьма примитивной. Однако у этих форм был уже, повидимому, назогипофизарный комплекс, имеющийся у всех позднейших Mopoghina и обусловивший такие характерные черты этой группы, как непарное назогипофизарное отверстие и преназальное

отдел головы. Возникновение этого комплекса, возможно, было связано с подводно-подземным образом жизни предков Mopoghina.

Что касается наличия у этих форм костного скелета, как и вообще вопроса о его происхождении у бесчелюстных, то предварительно можно сказать, что в значительной степени самостоятельная дифференциация основных ветвей бесчелюстных (как это следует из предыдущего изложения) не требует обязательного существования такого скелета у общих их предков; не исключена возможность параллельного возникновения «костной» ткани в разных группах бесчелюстных, как и в группе челюстноротых.

\* Их висцеральные ветви.

## ЗМІСТ

### Палеозоологія і палеогеографія

О. С. В'ялов, Короткий огляд фацій і умов утворення осадків у західних областях УРСР . . . . .	5
С. І. Пастернак, Серпуліди крейдяних відкладів Волино-Подільської плити і їх значення для стратиграфії . . . . .	20
С. П. Коцюбинський, Іноцерами з альб-сеноманських відкладів Карпат . . . . .	45
Я. М. Сандлер, Г. П. Ворона, Коротка літологічна характеристика верхньокюрських відкладів західних областей УРСР . . . . .	55

### Зоологія

П. П. Балабай, Про філогенетичні взаємовідношення в групі безщелепних . . . . .	59
К. А. Татаринів, До питання про вертикальне поширення ссавців у Східних Карпатах . . . . .	80
М. П. Рудишин, До поширення ондатри на Шацьких озерах . . . . .	92
І. М. Карпенко, В. М. Івасик, О. П. Кулаківська, Вплив низької температури води на зимівлю цьоголіток коропа . . . . .	97
В. І. Здун, Малий ставковик ( <i>Galba truncatula</i> Müll.) — передавач фасціольозу в умовах карпатських високогірних водойм . . . . .	108

### Ботаніка

К. А. Малиновський, В. М. Мельничук, Рослинність Боржавських полонин, їх кормова характеристика та шляхи поліпшення . . . . .	113
В. Г. Коліщук, Вегетативне поновлення бука європейського ( <i>Fagus sylvatica</i> L.) в Карпатах . . . . .	129
В. М. Мельничук, Список листяних мохів західної Волині . . . . .	139

Научные записки, том IV  
Природоведческого музея Львовского филиала АН УССР.  
(На украинском языке).

Редактор видавництва О. С. Сенченко

Техредактор Е. К. Сиваченко.

Коректор К. В. Бергер.

БФ 0374. Зам. № 187. Вид. № 216. Тираж 500. Формат паперу 60×92/16. Друкарськ. аркушів 10 + 2 вклейки. Обл.-видавн. аркушів 11,6. Паперових аркушів 5. Підписано до друку 27/V 1955 р.

Друкарни Видавництва АН УРСР, Львів, вул. Стефаніка, 11.