

Міністерство освіти і науки України  
Національна Академія Наук України  
Харківський національний педагогічний університет  
ім. Г.С. Сковороди  
Інститут зоології ім. І.І. Шмальгаузена

---

*75-річчю заснування Інституту  
зоології ім. І.І. Шмальгаузена  
НАН України присвячується*

М.Ф. Ковтун, О.М. Микитюк,  
Л.П. Харченко

ПОРІВНЯЛЬНА  
**АНАТОМІЯ**  
ХРЕБЕТНИХ

Підручник

Харків  
«ОВС»  
2005

ББК 28.693.3я7  
К56

Рецензенти:

*А.Г. Березкін,*

доктор ветеринарних наук, провідний науковий співробітник  
Інституту зоології ім. І.І. Шмальгаузена НАН України

*І.О. Кривицький,*

кандидат біологічних наук, доцент кафедри зоології та екології  
Харківського національного університету ім. В.Н. Каразіна

*Затверджено*

*Міністерством освіти і науки України*

*як підручник для студентів*

*вищих навчальних закладів*

*(лист № 1/11-4808 від 18.11.03)*

**Ковтун М.Ф., Микитюк О.М., Харченко Л.П.**

К56      Порівняльна анатомія хребетних: Підручник. — Харків:  
«ОВС», 2005. — 688 с.  
ISBN 966-7858-42-1.

В підручнику дається порівняльний аналіз основних систем органів тіла хребетних в ряду від риб до ссавців, аналізуються шляхи і закономірності їх еволюційних перебудов на різних етапах філогенезу. Метою підручника є, не тільки ознайомити студентів з будовою органів і організмів, але і дати уявлення про історію розвитку науки «Порівняльна анатомія», її фундаторів; показати її значення для розвитку природознавства взагалі, розвитку еволюційних ідей і теорій; ознайомити з методами і технологією цієї науки.

Розрахований на фахівців, аспірантів та студентів біологічних факультетів вищих навчальних закладів.

ISBN 966-7858-42-1

© Ковтун М.Ф., Микитюк О.М., Харченко Л.П.,  
2005

© ТОВ «ОВС», оформлення, 2005

## ВСТУП

Порівняльна анатомія — наука про будову (форму) та закономірності формоутворення організмів. Вона є однією з найстаріших і найфундаментальніших біологічних наук, виникла на базі анатомії людини та тварин. Анатомія людини (як і домашніх тварин) виникла і розвивалась здебільшого як прикладна наука — для потреб медицини. Лікувати людину, не знаючи будови її органів, систем органів і організму в цілому, можна було тільки на рівні знахарства чи різних видів чаклунства. Наукова медицина (як і ветеринарія) потребувала глибоких знань анатомії. Але природний потяг до пізнання себе, навколишнього світу, а потім і свого місця в цьому світі вимагало все нових і нових знань. Легенди про божественне походження людини з часом перестали задовольняти мислячих представників людства, зароджувалося розуміння єдності людини і всієї природи. Одним із шляхів для отримання доказів на користь такої думки і було дослідження предметів і явищ природи, зокрема і «братів наших менших». Першими доступними методами дослідження, крім спостереження, були анатомічні методи (anatotheo — розтинаю) і вони відкривали величезний пласт інформації. Ця інформація сприяла розвитку різних наук, в тому числі і філософії, оскільки виявляла і демонструвала ті взаємозв'язки між предметами і явищами, які багато мислителів відчували інтуїтивно. Порівняння організмів (чи їх органів) різних рівнів організації, тобто побудова певних порівняльних рядів, давало змогу спостерігати трансформацію тих самих органів в процесі історичного розвитку різних форм організмів. Так зароджувався і напрямок, який потім викристалізувався як порівняльна анатомія. Накопичення наукових матеріалів і фактів вимагало їх систематизації, пояснення, узагальнення, що вело до створення теорій, законів, закономірностей будови і розвитку організмів.

Під впливом порівняльно-анатомічних досліджень набули розвитку палеонтологічні, ембріологічні, гістологічні дослідження; на базі порівняльної анатомії виник новий науковий напрямок — морфологія, фундатором якої був І.В. Гете. Морфологія не тільки поєднувала різні морфологічні науки (анатомію, порівняльну анатомію, ембріологію, гістологію), але й на думку Гете, повинна була відійти від статичності цих наук і стати наукою про виникнення, розвиток, трансформацію органів, взаємозв'язок їх між собою, тобто стати наукою динамічною.

Порівняльна анатомія і морфологія стали дуже близькими за методами, метою, завданнями; деякі автори, навіть, не розрізняють їх і вводять термін «порівняльна морфологія».

Морфологія ввібрала в себе всі надбання порівняльної анатомії, її методи, а також напрацювання в області ембріології, гістології, палеонтології, зоології. Вона створювала фундамент для розвитку еволюційних ідей, здобувала інформацію для доказів еволюційного розвитку організмів, підготувала ґрунт для сприйняття теорії еволюції Ч. Дарвіна. По мірі теоретичного осмислення наукових матеріалів, які здобувалися порівняльною анатомією і морфологією, створювалися теоретичні узагальнення і відбувалася диференціація морфології на ряд наукових напрямків. Зокрема, виникли такі напрямки як еволюційна морфологія, філогенетична, функціональна. Але важливо розуміти, що всі ці морфологічні науки і напрямки утворилися на терені порівняльної анатомії, вони і тепер дуже тісно пов'язані з нею «пуповиною». Порушення цього зв'язку загрожує існуванню того чи іншого напрямку.

Як правило, підручники є працею компілятивною, особливо по таким древнім наукам, якою є і порівняльна анатомія. До 90-х років ХХ століття в ВНЗ-ах України, Росії, як і інших республік, що входили до Радянського Союзу, головним і єдиним підручником з порівняльної анатомії хребетних, був підручник І.І. Шмальгаузена (підручник Шимкевича після 1921 року не перевидавався). Кілька видань цього підручника було здійснено в 30—40-х роках ХХ століття. Вже в другій половині століття почала відчуватися потреба в новому підручнику: *по-перше*, всі видання «Основ порівняльної анатомії» І.І. Шмальгаузена фізично зносилися; *по-друге*, перевидання його вважали нецільним, поскільки деякі положення вважалися застарілими; *по-третє*, перевидання підручника І.І. Шмальгаузена відклало б створення нового підручника на невизначений термін. Проте ніхто із зоологів не взяв на себе працю по створенню нового підручника, хоч наміри такі виникали неодноразово. Зоологами Московського Державного Університету (МГУ) було запропоновано компромісне рішення: перевести на російську мову останнє видання «Анатомії хребетних» А. Ромера і Т. Парсонса. Редагування взяв на себе відомий зоолог і порівняльний анатом Ф.Я. Держинський. В 1992 році російські вузи отримали нарешті цей підручник; в невеликій кількості він потрапив і в інші країни післярадянського простору, включаючи і Україну. Особливістю підручника А. Ромера і Т. Парсонса є насиченість фактичними матеріалами і рисунками та широке представництво різних форм викопних хребетних і порівняльний аналіз вимерлих і нині існуючих хребетних.

В основу підручника, що пропонується, покладено фактичні матеріали і рисунки із «Анатомії хребетних» А.Ромера і Т.Парсонса, «Ос-

нов порівняльної анатомії» І.І. Шмальгаузена та навчального посібника «Порівняльна анатомія хребетних», виданого авторами даного підручника. Конструкцію підручника «Порівняльна анатомія хребетних» і послідовність подання матеріалів, можна вважати традиційними, хоч і є деякі відмінності порівняно з вище названими підручниками. Разом з цим даний підручник не є простим перекладом тексту вищезгаданих книг на українську мову. Автори по-новому висвітлюють деякі аспекти спеціалізацій, ідіоадаптацій, механізмів органогенезу і вжиттезабезпечення проміжних форм хребетних в інтерзональному просторі. Будучи фахівцями в певних напрямках зооморфології наводять власні оригінальні дані по тим чи іншим системам органів (скелетно-м'язовій, травній, серцево-судинній, нервовій); дають оригінальні рисунки, схеми, мікрофотографії з гістопрепаратів. Вводяться нові розділи: «Морфологічна еволюція хребетних» і «Система органів локомоції. Локомоція», аналога останнього немає в жодному підручнику з порівняльної анатомії. Наряду з цим матеріали з систематики хребетних і раннього онтогенезу подаються майже без змін, тобто за А. Ромером і Т. Парсонсом. Ми вважаємо, що ці глави у згаданих авторів написані досить вдало і змістовно.

Об'єм підручника дещо обмежений. Тому ми не вважали за потрібне вдаватися в детальний опис елементів скелету і м'язів, компенсуючи це відповідними малюнками, та вказуючи на певні тенденції еволюційних перебудов цих елементів в ряду хребетних.

## ПОРІВНЯЛЬНА АНАТОМІЯ ЯК НАУКОВА І ОСВІТНЯ ДИСЦИПЛІНА

Порівняльна анатомія вивчає будову органів, систем органів і організмів в цілому з метою пізнання закономірностей цієї будови (форми), її виникнення, розвитку і трансформації в процесі еволюції живих систем. В даному формулюванні закладено програму максимум порівняльної анатомії як науки. Більш спрощено завдання порівняльної анатомії зводяться до встановлення гомології і вивчення перебудови гомологічних (подібних за походженням) органів тварин різних рівнів організації. На базі таких даних (шляхом синтеза) порівняльна анатомія створює певні ряди форм (залежно від кінцевої мети дослідження), що дає можливість прослідкувати поступові зміни в будові органів. Хрестоматійним є ряд хребетних від риб (або навіть ланцетника) до ссавців: саме в такому ряді і вирішуються основні завдання по вивченню так званих еволюційних перебудов гомологічних органів.

Термін «анатомія» походить від грецького «**анатоме**», що перекладається як розсікання, розчленування. Таким чином, вже в самому терміні частково закладено і метод дослідження. Коли говорять анатомія, то, як правило, мова йде про анатомію людини. Розрізняють також анатомію тварин, або **зоотомію**; анатомію рослин, або **фітотомію**.

Порівняльна анатомія виникла на базі анатомії людини і анатомії тварин і це було безперечним кроком вперед в розвитку анатомічної науки взагалі, оскільки з'явилась можливість досліджувати не тільки будову (форму) органів чи організмів в цілому, але й прийти до розуміння закономірностей виникнення і становлення цієї будови в процесі еволюції тварин.

Виходячи з мети і завдань, порівняльна анатомія зближується з іншими біологічними науками, перш за все з філогенетикою, палеозоологією, морфологією, систематикою, антропологією.

Чим повніші порівняльно-анатомічні ряди, тим надійніші дані про гомологію органів і висновки про ступінь спорідненості організмів.

Але для побудови порівняльно-анатомічних рядів часто не вистачає так званих проміжних форм. Відсутність проміжних форм можна компенсувати лише одним шляхом: дослідженням і порівнянням індивідуального розвитку інших тварин, що входять в цей порівняльний ряд. Такий підхід базується на відомому факті: зародки різних тварин зберігають більшу схожість між собою, ніж дорослі особини. Таким чином, порівняльна анатомія тісно взаємодіє з порівняльною ембріологією, а порівняльні анатоми повинні знати основи індивідуального розвитку (онтогенез). Саме тому в курс порівняльної анатомії вводяться лекції з онто- і філогенезу.

Для досягнення мети (і не тільки в науці) необхідні певні засоби; в науці — це методи дослідження. Методи можна розділити на ті, за допомогою яких здобуваються фактичні дані, і ті, за допомогою яких ці дані або матеріали аналізуються. До першої групи в порівняльній анатомії відноситься, перш за все, головний метод анатомії — препарування органів і тканин. Це так званий візуально-мануальний метод (візуально — це сприйняття інформації за допомогою органу зору; мануально — за допомогою рук). Відпрепаровані органи і їх частини можна замальовувати, фотографувати, описувати (описовий метод), зважувати, вимірювати (морфометричні методи), порівнювати (порівняльний метод). Основні інструменти для дослідження: скальпель, пінцет, препарувальні голки, лінійка, штангенциркуль, ваги, оптичні прилади. Коли об'єкт дослідження занадто малий або анатом хоче дослідити більш тонкі структури (чи то розгалуження нервів, судин, чи архітектоніку якогось органу) він використовує біокулярну лупу — це мікроскоп з невеликим збільшенням. В таких випадках говорять про метод «макро- мікропрепарування».

Для аналізу отриманих результатів дослідження головним методом порівняльної анатомії є порівняльний метод (до речі, порівняльний метод став майже загальнонауковим). Продуктивність методу залежить від вибору ознак або параметрів, за якими буде вестись порівняльний аналіз, тобто успіх в значній мірі залежить від того, що порівнювати і як. Вважається, що чим більше ознак використовується для аналізу, тим достовірніші висновки. Ознаки можуть бути пов'язані як з якісними, так і кількісними характеристиками органів. Тобто висхідними характеристиками можуть бути як зовнішні (описові) особливості будови, так і здобуті інструментальним шляхом (маса, розміри). Можливості аналізу розширилися з введенням в зоологію математичних методів, використанням комп'ютерних програм.

**До історії порівняльної анатомії.** Як уже говорилося, витокami порівняльної анатомії є анатомія людини і тварин. Стимулом для роз-

витку анатомії людини були розвиток і потреби медицини, оскільки люди здавна одержували травми на полюванні, в багаточисельних війнах. Що ж до порівняльного методу, то ним уже успішно користувався Арістотель (384—322 рр. до нашої ери).

Протягом багатьох віків анатомувати тіло людини заборонялося різними релігійно-етичними упередженнями людей. Вихід знаходили у препаруванні тварин і екстраполяції результатів на людину. За таких обставин анатомія тварин вивчалась з давніх часів. Найбільш відомі досягнення в цьому плані Арістотеля. Він вивчив і описав більш як 500 різних видів тварин. Багато з того, що спостерігав і узагальнив Арістотель стало предметом досліджень, відкриттів і дискусій майже до наших днів. Його дані і узагальнення неодноразово перевідкривались, поглиблювались і трансформувались в наукові постулати, теорії і т.д.

Наприклад, Арістотель перший вказав на єдність плану будови тварин. Протягом подальшої історії природознавства «єдність плану» трансформувалась в концепції архітипу, єдності типу, типу типів і ін., які в XVIII—XIX ст. сформувалися в так звану типологічну доктрину і склали основу методології біології.

Арістотель розподілив відомі йому організми за їх досконалістю в один висхідний ряд, а в XVIII сторіччі була запропонована так звана драбина живих істот, що в принципі співпадає з ідеєю висхідного ряду Арістотеля.

Арістотель вивчав ембріональний розвиток курчат і встановив, що загальні риси організації ембріона виявляються на більш ранніх стадіях ембріонального розвитку, ніж спеціальні. Це положення відоме як закон К. Бера (1792—1876), сформульований в XIX сторіччі.

Історія природознавства є неповною, але є підстави вважати, що після часів Арістотеля анатомія як і інші науки і мистецтво були в занепаді. Тільки в епоху Відродження анатомія почала досягати Арістотелевого рівня знань і в значній мірі завдяки таким відомим особистостям як Леонардо да Вінчі, Андрій Везалій та ін. У XVI—XVIII ст. метод анатомічних досліджень і порівнянь поступово відроджується і це пов'язано з іменами Белона, Фабриція, Северина, Свамердама, Добантона. Систематичні порівняльно-анатомічні дослідження започаткував Л. Добатон (1718—1800 рр.), який дав анатомічний опис скелету і інших органів ряду птахів і ссавців, провів детальне їх порівняння між собою, а потім і людиною, опублікував ці матеріали. В XVIII сторіччі порівняльно-анатомічні дослідження проводились уже в різних країнах Європи: в Голландії — П. Кампер (1722—1789); у Франції — Ф. Вік д'Азір (1748—1794), Ж. Кюв'є (1769—1832),

Е.Ж. Сент-Ілер (1772—1844); в Англії — Д. Гентер (1769—1832); в Німеччині — І. Блюменбах (1752—1840).

Найбільш помітною фігурою в анатомічній науці кінця XVIII ст. був, мабуть, Ж. Кюв'є, якого вважають засновником порівняльної анатомії, а також палеонтології.

Ж. Кюв'є вивчив (включаючи і скелети викопних істот) анатомію риб, ссавців; узагальнив дані своїх попередників і підняв порівняльну анатомію до рівня самостійної науки. Він сформулював принцип кореляції, суть якого зводиться до таких положень: кожний організм становить цілісну систему, ні одна із частин якої не може бути змінена, не викликаючи змін всіх останніх; всі частини організму залежать в своїх проявах одна від одної і ця взаємозалежність зумовлює існування частин в середині цілого; функціональна єдність організму — необхідна умова існування живих істот; функція і форма пов'язані між собою, функція визначає будову органу.

Ж. Кюв'є вніс також певний вклад в розробку вчення про типи. Слід відмітити, що поряд з великим внеском в теорію і практику порівняльної анатомії Ж. Кюв'є був консервативним мислителем: він відкидав будь-які ідеї еволюційного розвитку і твердо дотримувався поглядів про незмінність видів.

Визначною постаттю в порівняльній анатомії був також сучасник Ж. Кюв'є — Е.Ж. Сент-Ілер. Ім'я цього вченого асоціюється не тільки з широким обсягом матеріалу, але й новими ідеями в анатомічній науці. Зокрема, він встановив особливу категорію схожості, яку назвав «аналогією». Ця схожість визначається не функцією, не формою, які часто змінюються, а постійністю співвідношень одних органів з іншими. Згодом аналогії Ж. Сент-Ілера дістали назву гомологій, а принцип їх визначення — критерієм місця. Термін «аналогія» не вийшов з наукової термінології, ним стали називати схожість, що утворюється на основі схожості, створеної функцією. Ж. Сент-Ілер встановив такий важливий модус зміни органів, як «принцип урівноваження органів». Урівноваження розуміється при цьому як відносна компенсація в розвитку органів: при обмеженні «матеріалу» для побудови тіла прогресивний розвиток одного органу пов'язаний з регресом іншого і, навпаки.

Вже в наш час цей принцип Ж. Сент-Ілера трансформувався в «принцип компенсації функцій» (Н.Н. Воронцов, 1966).

Концептуально, Ж. Сент-Ілер визнавав змінюваність органів, але при цьому занадто велике значення надавав зовнішнім факторам: природа не створює нічого нового, а тільки перетворює вже існуюче. В цьому причина протиріч, які спостерігаються в поглядах Ж. Сент-Ілера: з од-

ного боку він визнає змінюваність органів і організмів; з другого, — відкидаючи внутрішні фактори змінюваності, він стоїть на механістичних позиціях (середовище фізично змінює органи), формально трактує живі істоти і скочується до ідеалістичної концепції єдиного плану будови живих істот.

Погляди Ж. Сент-Ілера на будову і функцію органів протилежні поглядам Ж. Кюв'є. Якщо у Ж. Кюв'є функція визначає будову органа, то у Ж. Сент-Ілера будова органа визначає його функцію і зміна останньої залежить від зміни в будові органа.

Різне бачення ролі будови (форми) і функції виникло не в XVIII ст. і не в зв'язку з вищезгаданими авторами, а бере свій початок з античних часів, від Платона і Арістотеля, та пройшло через всю історію природознавства. Відголоски дискусій відносно примату структури (форми) чи функції звучать і в наш час.

XVIII сторіччя можна вважати періодом розквіту порівняльної анатомії: накопичується маса даних про будову різних груп тварин, маса емпіричних знань; розпочинається процес їх узагальнення; покладено початок теоретичному осмисленню накопичених знань. Багато вчених-біологів працюють саме в напрямку порівняльної анатомії. Студентів, які б мали бажання більш детально ознайомитися з цими вченими і їх працями відсилаємо до робіт істориків біоморфології (І.І. Канаєв, 1963; 1966; В.А. Бляхер, 1976). Разом з цим слід відмітити, що XVIII сторіччя характеризується відсутністю більш-менш стійкого ідеологічного або методологічного базису науки і природознавства особливо. Більшість вчених стоїть на тих чи інших теологічних позиціях (від. *лат.* теос — бог), в природознавстві панівними є різні ідеалістичні концепції, поширюються натурфілософські ідеї, переважає так званий «ідеалістичний» стиль мислення.

Мабуть можна вважати, що XVIII сторіччям завершується емпіричний період розвитку порівняльної анатомії та проголошується створення т.з. «ідеалістичної морфології». Вважається, що засновниками (ідеологами) ідеалістичної морфології були Кільмейер, Гете, Окен. Саме в кінці XVIII — на початку XIX ст. Гете був одержимий ідеєю «ідеального типу», в реальне існування якого він вірив. В 1816 р. він писав одному із своїх друзів: «Я шукав тоді (в лісі, в полі) прарослину, не усвідомлюючи, що шукаю ідею, поняття».

Головними постулатами ідеалістичної морфології були такі: сприйняття ідеї «єдності плану», що лежить в основі організації живих істот, які відносяться до одного типу; розташування організмів у висхідний ряд за ступенями досконалості («драбина живих істот»); наявність паралелізму між розвитком особини (онтогенезом) і висхідним

рядом дорослих організмів; уявлення про повторення частин в середині індивідуума.

Як не дивно, але саме І. В. Гете, не будучи професійним анатомом, першим відчув недостатність порівняльної анатомії для пояснення різноманіття тваринних форм, їх виникнення і розвитку, новоутворення органів і організмів. Для усунення цих недоліків він проголошує заснування нової науки (на базі природознавства і порівняльної анатомії) і дає їй назву «морфологія». І. Гете з 1817 р. починає видавати науковий журнал «Питання морфології», в передмові до журналу (1817 р.) він оголошує заснування науки морфології, визначає її мету і завдання; головним завданням вважає запобігати статичності порівняльної анатомії.

Якщо ще в XVIII сторіччі порівняльна анатомія в значній мірі асоціювалася з природознавством в цілому, то XIX сторіччя несе певну диференціацію природничих наук. На чільне місце виходить зоологія, ботаніка, систематика. На спосіб мислення натуралістів кінця XVIII— початку XIX сторіччя (сучасників І. Гете і Ж. Сент-Ілера) впливають такі факти, як різноманіття життєвих форм з одного боку і «єдність плану будови» (один з постулатів ідеалістичної морфології) з іншого. І перше і друге спостерігалось емпірично, відчувалося інтуїтивно, але не знаходило загальноприйнятих пояснень (не давалось розуму дослідників). Карл Карус (сучасник І. Гете) писав, що система його морфологічних поглядів зводилась до «пізнання єдиної сутності в безмежній різноманітності явищ», до пізнання «ідеї вічного закону в мінливих явищах природи». Такі прагнення були характерними для більшості біологів початку XIX сторіччя.

Розвиток морфологічної науки в першій половині XIX сторіччя пов'язаний з багатьма іменами. Крім уже згаданих вище, не можна не згадати ще кількох вчених, які зробили суттєвий внесок в розвиток морфології і біології в цілому. Одним з них був Ж. Б. Ламарк, про якого піде мова в розділі про розвиток теорії еволюції. Г. Мільн-Едвардса (1800—1895), одного з учнів Ж. Кюв'є, ми згадуємо, перш за все, як автора принципа диференціації, заснованого «на розподілі праці» між різними частинами організму (органу). Як приклад приводяться кінцівки річного рака, які в результаті диференціації (розподілу праці) перетворилися з плавальних органів в ходильні, тактильні, органи захоплення і обробки їжі, і навіть — дихання і виношування ікри.

Р. Оуен (1804—1892) відстоював постулати ідеалістичної морфології і був одним із останніх представників натурфілософського напрямку. Критично ставився до ідеалістичної морфології Ж. Кюв'є (вважаючи її

телеологічною) і протиставляв їй вчення Ж. Сент-Ілера. Для пояснення єдності плану будови Оуен запропонував ідею архетипу — абстрактної, ідеальної моделі, у відповідності з якою конструюється все різноманіття форм, які відносяться до одного типу. Оуен опрацював великий порівняльно-анатомічний матеріал, вніс ряд нових понять в морфологію, чітко сформулював положення про дві категорії схожості — гомології і аналогії, удосконаливши вчення про гомології.

І.В. Гете досить привабливо сформулював мету і завдання нової науки «морфології» і вона була сприйнята і порівняльними анатомами, і ембріологами. Таким чином, порівняльна анатомія як наукова дисципліна входить до складу морфології, (морфологія об'єднує в собі і анатомію, і зоологію, і ембріологію), порівняльно-анатомічний метод залишається головним. Порівняльна анатомія, володіючи матеріалами і знаннями про будову різних типів і форм організмів, набуває все більшого значення як навчальна (освітня) дисципліна, зберігаючи автономність. Як науковий предмет вона входить в програми передових університетів Європи; нові знання студенти часто отримували, як іноді говорять, прямо зі скальпеля професора.

Новий етап в розвитку анатомії (і морфології взагалі) наступив в 50—60 роках XIX ст. в зв'язку з публікацією робіт Ч. Дарвіна і формулюванням теорії еволюції шляхом боротьби за існування і природного добору. Морфологія набирає еволюційну спрямованість: з формального вивчення організації живих істот акцент переноситься на проблеми історичного розвитку цієї організації. Вже в 60-ті роки XIX ст. по цьому шляху пішли Т. Гекслі, Е. Геккель, К. Гегенбаур та інші.

Т. Гекслі (англійський вчений, 1825—1895) відомий порівняльно-анатомічними дослідженнями черепа, на основі яких він повністю спростовує хребцеву теорію походження черепа, яку запропонували І. Гете і, особливо, Р. Оуен, та виступає проти теорії «архетипу», яку висунув Р.Оуен.

Е. Геккель (1834—1919) проповідував ідеї дарвінізму в Німеччині. В 1866 році він видає двотомну монографію «Загальна морфологія організмів», якою започатковує філогенетичний напрямок в морфології. Е. Геккель відомий також як співавтор і популяризатор так званого «біогенетичного закону», або, як його часто називають, — закону Геккеля-Мюллера. Праці і ідеї Геккеля значно вплинули на подальший розвиток порівняльної анатомії, надали їй філогенетичне спрямування та активізували ембріологічні дослідження. Дещо пізніше, коли виявилось, що біогенетичний закон неспрацьовує в тій мірі, як від нього очікувалося, його частково звинувачували в причетності до кризи в морфології, яка виникла наприкінці XIX

сторіччя. К. Гегенбауер (1826—1903), відомий як дослідник скелета нижчих хребетних, прибічник філогенетичного напрямку і автор підручника з порівняльної анатомії хребетних, в якому порівняльно-анатомічні матеріали опрацьовані на основі еволюційного вчення. На початку XX сторіччя виходить ряд підручників з порівняльної анатомії і анатомії домашніх тварин (Ellenberger W. und Baum H., 1900; Wiedersheim R., 1909; Butschli O., 1910; Martin P., 1912—1919; Шимкевич В. 1912; Шмальгаузен І., 1935).

Порівняльно-анатомічні і еволюційно-морфологічні дослідження в кінці XIX та на початку XX сторіччя активно велись і в різних регіонах Російської імперії, в тому числі і в університетах Києва, Одеси, Харкова. Ці дослідження пов'язані з іменами О.М. Северцова, П.П. Третьякова, Б.С. Матвеева, І.І. Шмальгаузена. В цей же період, тобто на межі XIX—XX ст., спостерігається диференціація морфології на декілька напрямків: еволюційна морфологія, функціональна, філогенетична (дещо пізніше — динамічна, екологічна). Одним з засновників еволюційної морфології був О.М. Северцов, який працював на той час в Київському університеті. Особливістю розвитку морфології кінця XIX ст. було також взаємопроникнення ідей і даних морфології в палеонтологію, а палеонтології — в морфологію; впровадження експерименту, активізація узагальнюючої діяльності, створення закономірностей органогенезу. Дещо змінює своє обличчя ембріологія, вона значно біологізується, розширює поле діяльності і завдання дослідження. І, таким чином, дає напрямок, який отримав назву — «Біологія розвитку», а потім і «Механіка розвитку».

Історія порівняльної анатомії, як і морфологічної науки взагалі, складалася протягом багатьох сторіч і створювалася сотнями вчених, з яких ми мали змогу згадати лише найбільш видатних і відомих. Це були особистості з притаманними кожному з них рисами характеру, баченням і розумінням законів світоустрою, світогляду, особливостями мислення і сприйняття предметів і явищ навколишнього світу. І це безперечно породжувало різне бачення суті одних і тих же предметів і явищ живої природи, різне тлумачення їх, різні точки зору на їх будову, походження, значення. Кінець кінцем пошуки закінчувались узагальненнями, теоретичне осмислення яких породжувало різні, в тому числі і протилежні за змістом концепції, закони, закономірності. Саме цьому ми завдячуємо різноманіттю поглядів і тлумачень одних і тих же явищ і предметів природи, різноманіттю концептуальних спрямувань, ідеологій. Згадаємо древній афоризм: істина народжується в суперечках. Як відомо метою науки і є пізнання істини. Таким чином, саме різноманіття поглядів, тлумачення фактів, різ-

номаніття концептуальних основ і ідеологій створювали методологічний базис науки, просуваючи її до пізнання істини.

Порівняльна анатомія, як складова природничих наук, також пройшла через всі ці побудовчі процеси. Вже з античних часів, як свідчать матеріали, що дожили до сьогодення, зароджувались два погляди на природу і світоустрій: ідеалістичний від Платона і телеологічний (матеріалістичний) від Арістотеля. Вони не могли не вплинути і на розвиток морфології, хоча б в силу різного трактування примату структури чи функції. В руслі платонівських ідей розвивалась так звана ідеалістична або типологічна морфологія (примат форми), яка простежується від Платона до морфологів-віталістів ХХ ст. (Неф, Мейер, Больк, Любош). Від Арістотеля до Кюв'є і Ламарка, ламаркістів, неоламаркістів і механіцистів прослідковується т.з. функціональна, або телеологічна морфологія. Арістотелівський напрямок по суті також є ідеалістичним (здаємо вчення про типи Кюв'є) і відрізняється від першого тільки приматом функції. В ХІХ—ХХ ст. перший (платонівський) напрямок привів до проголошення віталістичних концепцій світоустрою, другий — до механістичних.

**Віталізм** ґрунтується на визнанні якоїсь життєвої сили (від лат. віта — життя) одвічно закладеної в живих організмах. В ролі «життєвої сили» виступали ентелехія, душа, домінанта, формотворче прагнення та ін.

**Механіцизм** ґрунтується на постулаті, що в природі існують тільки фізико-хімічні закономірності. Механіцисти ототожнювали організм з машиною. Найбільш відомим із ранніх механіцистів був французький лікар і філософ Ж.О. Ламетрі; в 1847 р. він надрукував книгу «Людина — Машина», де виклав ідеї механіцизму.

В морфології, як і природознавстві взагалі, зароджувались і існували багато різних напрямків, течій, шкіл. Вони виникали не тільки на методологічних чи ідеологічних засадах (часто конкретний дослідник не думав про те, на якій методологічній платформі він знаходиться), а і на сповідуванні різних методичних підходів, ідей засновників тих чи інших шкіл і др. Так, зокрема, залежно від того, що вважалося повноцінним носієм життя, виникли і розвивались напрямки досліджень, які отримали назви редуccionізм і органіцизм (а потім і організмоцентризм). Редуccionісти вважали, що основи і закономірності організації живого можна пізнати тільки шляхом редуccionії або поділу (зведення складного до більш простого для аналізу) організму на складові частини, аж до клітин і молекул. Органіцисти вважали, що ці закономірності можна пізнати, досліджуючи організми як ціле.

Помітне місце в природознавстві ХVІІ—ХІХ століть займала натурфілософія (в перекладі з німецької — філософія природи). Натур-

філософи, хоч і обходилися в своїх побудовах без бога, трактували явища і предмети живої природи досить довільно (умоглядно, з елементами фантастики) без достатнього наукового обґрунтування. Дещо перебільшуючи, можна сказати, що інколи їх погляди були близькі до уявлення, що жінка створена з ребра чоловіка. Проте натурфілософія несла в собі і діалектичні ідеї, виступала проти теологічних уявлень у природознавстві.

Вчення Ж.Б. Ламарка отримало назву — ламаркізм, його прибічники називалися ламаркістами, пізніше — неоламаркістами. Вчення Ч. Дарвіна — дарвінізм; його прибічники дарвіністи, противники — антидарвіністи. Навіть серед біологів, які сприймали ідею еволюції в цілому, виникали напрямки, які по-різному трактували процес еволюції. В зв'язку з цим виникли такі напрямки як сальтаціонізм (сальтацію — стрибая); градуалізм (градус — крок). Сальтаціоністи вважали, що еволюційні зміни проходять стрибкоподібно і швидко; градуалісти — що вони реалізуються поступово, крок за кроком.

Виникнення різних течій і «ізмів» в процесі розвитку морфології ми розглядаємо як явище, скоріше закономірне і, в цілому, позитивне. Бо, незважаючи на це, а може і завдяки цьому, в ХХ століття морфологія входить, збагативши науку рядом фундаментальних напрацювань і теоретичних узагальнень, які мали загальнобіологічне і загальнонаукове значення. До них можна віднести і клітинну теорію, і теорії еволюції; типологічні концепції і типологізм; біогенетичний закон і теорію філембріогенезів; вчення про гомології і аналогії; драбину живих істот і принципи класифікації живих організмів; теорії походження черепа і кінцівок четвероногих; теорія параболічного росту, закономірності росту і диференціювання; багаточисельні правила, закони, закономірності, які були об'єднані в закономірності органогенезу, філогенезу, еволюції органів і організмів. Цих узагальнень багато і до деяких з них ми ще будемо звертатися в процесі викладення матеріалів порівняльної анатомії.

ХХ століття для природничих наук характеризувалось бурхливим розвитком молекулярно-біологічних досліджень, зокрема, досліджень в області генетики.

Успіхи були вражаючі і здавалось, що ось-ось те, що так довго не давалось біології в домолекулярно-біологічний період, буде вирішено протягом 10—20 років. Деякі зарозумілі молекулярні біологи поспішили проголосити, що більшість природничих наук, в їх числі зоологія і морфологія, вичерпали себе. Генетика, гenna інженерія здатні вирішити всі проблеми біології самостійно. Та пройшло вже понад половини століття, а «віз і нині там». Ми ні в якому разі не піддаємо

сумніву успіх цих наук у вивченні проблеми спадковості, але основні біологічні проблеми (походження живих форм, утворення різноманіття цих форм, їх збереження, закономірності новоутворень та ін.) залишились. Прийшло розуміння того, що кожній науці притаманний певний спектр компетентності, певна спеціалізація і ніяка інша не зможе успішно вирішувати завдання, що не входять до її компетенції. Зоологія, палеонтологія, екологія, морфологія мають справу з цілісними системами (організми, надорганізменні структури, органи, системи органів, угруповання різних рівнів і походжень). Знання, отримані ними, специфічні і потрібні всім іншим природничим наукам.

Досягнення і значення порівняльної анатомії (морфології) суттєві і сумніву не підлягають. Але все ж потрібно відмітити і те, що ряд питань, які входять до компетенції морфології і які були поставлені півтора століття назад, не вирішені до кінця (ряд аспектів еволюційної теорії; шляхи і закономірності утворення різноманіття живих форм; ряд аспектів співвідношення онто- і філогенезу; закономірності ієрархічного структурування в живій природі та ін.). Але вони мають бути вирішені в цьому столітті і це повинно здійснитися завдяки інтелекту нинішніх студентів — завтрашніх вчених-біологів.

Порівняльна анатомія за свою історію накопичила велетенські знання, які входять до фундаменту біологічної науки взагалі. Ці знання накопичувались і узагальнювались тисячоліттями, завдяки цьому студенти мають можливість освоїти їх за 2 семестри. Ось чому як навчальна дисципліна порівняльна морфологія є наукою вічною; окрім фактологічних знань вона вчить студентів (майбутніх фахівців) мислити, бачити все різноманіття і протиріччя життя у взаємозв'язку, у розвитку.

# Зміст

ВСТУП .....	3
РОЗДІЛ 1. ПОРІВНЯЛЬНА АНАТОМІЯ ЯК НАУКОВА І ОСВІТНЯ ДИСЦИПЛІНА .....	6
РОЗДІЛ 2. ТЕРМІНОЛОГІЯ І ГОЛОВНІ ПОНЯТТЯ ПОРІВНЯЛЬНОЇ АНАТОМІЇ .....	17
РОЗДІЛ 3. ЗАГАЛЬНА ОРГАНІЗАЦІЯ ХОРДОВИХ І ЇХ КЛАСИФІКАЦІЯ .....	23
3.1. Введення в проблему .....	23
3.2. Класифікація нижчих хордових .....	29
Підтип покривники (Tunicata) .....	29
3.2.1. Клас Асцидії (Ascidia) .....	29
3.2.2. Клас Апендикулярії (Appendicularia) .....	30
3.2.3. Клас Піросоми (Pyrosomida) .....	30
3.2.4. Клас Сальпи (Salpae) .....	32
3.2.5. Клас Барильники (Doliolida) .....	33
Підтип Головохордові (Cephalochordata) .....	33
3.2.6. Клас Ланцетники (Branchiostoma) .....	33
3.3. Класифікація вищих хордових або хребетних (підтип Vertebrata) .....	35
3.3.1. Надклас риби (Pisces) .....	35
3.3.1.1. Клас Безщелепні (Agnatha) .....	35
3.3.1.2. Клас Пластинчастозябровоподібні (Elasmobranchiomorphi) .....	43
3.3.1.3. Клас Кісткові риби (Osteichthyes) .....	50
3.3.2. Надклас чотириногі (Tetrapodae) .....	65
3.3.2.1. Клас земноводні або амфібії (Amphibia) .....	66
3.3.2.2. Клас Плазуни або Рептилії (Reptilia) .....	71
3.3.2.3. Клас Птахи (Aves) .....	84
3.3.2.4. Клас Ссавці (Mammalia) .....	89

---

РОЗДІЛ 4. ПОХОДЖЕННЯ ХОРДОВИХ .....	108
4.1. Введення в проблему .....	108
4.1.1. Значення порівняльно-анатомічних досліджень .....	110
4.1.2. Роль і значення ембріології .....	112
4.1.3. Біохімічні і молекулярно-біологічні дані .....	113
4.1.4. Значення палеонтологічних даних. ....	114
4.1.5. Дані геології .....	115
4.1.6. Значення зоогеографії .....	117
4.2. Хордові та їх походження (Різні гіпотези: аргументи за і проти) .....	118
4.2.1. Кільчасті черви, як претенденти на предкову форму хордових. ....	118
4.2.2. Членистоногі як претенденти на предків хордових .....	119
4.2.3. Голкошкіри як можливі предки хребетних .....	120
4.2.4. Кишечнодихаючі, як можливі предки хордових .....	121
4.2.5. Хто ж вони, предки хордових? .....	121
РОЗДІЛ 5. РАННІ СТАДІЇ ОНТОГЕНЕЗУ ХОРДОВИХ. ТЕОРІЯ ЗАРОДКОВИХ ЛИСТКІВ .....	126
5.1. Введення в проблему .....	126
5.2. Ранні стадії онтогенезу хордових .....	128
5.2.1. Типи яєць .....	129
5.2.2. Дроблення та утворення бластули .....	131
5.2.3. Гастрюляція та утворення зародкових листків .....	137
5.2.4. Розвиток нервової трубки та мезодерми .....	149
5.2.5. Форма тіла і зародкові оболонки .....	158
5.2.6. Регенерація .....	165
5.2.7. Механіка розвитку .....	165
5.2.8. Теорія зародкових листків .....	166
РОЗДІЛ 6. ЗОВНІШНІ ПОКРИВИ ТІЛА ХОРДОВИХ .....	168
6.1. Загальна характеристика і функціональне значення зовнішніх покривів .....	168
6.2. Зовнішні покриви ланцетника .....	171

---

6.3. Покриви риб .....	171
6.4. Зовнішні покриви земноводних або амфібій .....	175
6.5. Зовнішні покриви плазунів або рептилій .....	176
6.6. Зовнішні покриви птахів .....	177
6.7. Зовнішні покриви ссавців .....	181
РОЗДІЛ 7. СКЕЛЕТ .....	187
7.1. Матеріали, із яких побудований скелет хребетних, особливості їх утворення, росту і функції .....	187
7.2. Скелет, як опорно-рухова система. Зовнішній і внутрішній скелет .....	196
7.3. Соматичний скелет .....	198
7.3.1. Осьовий скелет .....	198
7.3.2. Скелет поясів і вільних відділів кінцівок .....	216
7.4. Скелет голови (череп) .....	242
7.4.1. Еволюція скелета голови .....	243
7.4.2. Осьовий скелет голови (осьовий череп) .....	247
7.5. Вісцеральний скелет голови .....	274
РОЗДІЛ 8. М'ЯЗОВА СИСТЕМА .....	283
8.1. Загальна характеристика .....	283
8.2. Класифікація і гомологізація м'язів .....	289
8.3. Соматичні м'язи .....	292
8.3.1. Осьова або тулубова мускулатура .....	292
8.3.2. Мускулатура поясів і вільних відділів кінцівок .....	301
8.3.3. Підшкірна мускулатура .....	318
8.4. Вісцеральна мускулатура .....	320
8.4.1. Мускулатура зябрової області або бранхіомерів .....	320
8.4.2. Гладенька мускулатура .....	324
РОЗДІЛ 9. СИСТЕМА ОРГАНІВ ЛОКОМОЦІЇ .....	327
9.1. Загальна характеристика, основні поняття .....	327

---

9.2. Локомоція .....	331
9.2.1. Основні поняття .....	332
9.2.2. Симетричні алюри .....	333
9.2.3. Асиметричні алюри .....	335
9.3. Походження наземної локомоції .....	337
9.4. Походження повітряної локомоції .....	342
9.5. Прийоми і методи дослідження локомоції .....	348
РОЗДІЛ 10. ПОРОЖНИНИ ТІЛА ХРЕБЕТНИХ .....	353
10.1. Розвиток целома .....	353
10.2. Диференціація целома .....	357
10.3. Головна порожнина тіла .....	359
РОЗДІЛ 11. ТРАВНА СИСТЕМА .....	361
11.1. Розвиток первинної кишки і інших органів травної системи на ранніх стадіях ембріогенезу .....	362
11.2. Особливості будови травного тракту у різних груп хребетних .....	365
11.2.1. Ротова порожнина .....	365
11.2.1.1. Органи, розміщені в ротовій порожнині .....	368
11.2.2. Кишкова трубка і інші похідні первинної кишки .....	388
11.2.2.1. Глотка .....	389
11.2.2.2. Стравохід .....	389
11.2.2.3. Шлунок .....	393
11.2.2.4. Кишечник .....	399
11.3. Травні залози — похідні первинної кишки .....	412
11.3.1. Печінка .....	412
11.3.2. Підшлункова залоза .....	416
РОЗДІЛ 12. ДИХАЛЬНА (РЕСПІРАТОРНА) СИСТЕМА .....	419
12.1. Зябра .....	421
12.1.1. Внутрішні зябра .....	421
12.1.1.1. Порівняльна характеристика зябрового апарата у різних груп хребетних .....	425
12.1.1.2. Зяброві щілини у тетрапод .....	428

12.1.2. Зовнішні зябра .....	428
12.2. Допоміжні органи дихання .....	430
12.3. Плавальний міхур .....	431
11.4. Легені .....	432
11.4.1. Порівняльна характеристика в ряду хребетних .....	434
РОЗДІЛ 13. СЕРЦЕВО-СУДИННА СИСТЕМА .....	441
13.1. Кров .....	442
13.2. Кровотворні тканини і органи .....	444
13.3. Серце .....	445
13.4. Судини .....	450
13.4.1. Артерії, вени, капіляри .....	451
13.5. Артеріальна система .....	453
13.5.1. Порівняльна анатомія системи артеріальних дуг в ряду хребетних .....	456
13.6. Система венозних судин .....	464
13.6.1. Порівняльна характеристика венозної системи в ряду хребетних .....	465
13.7. Лімфатична система .....	471
13.8. Кола кровообігу і розподіл артеріального і венозного потоків крові .....	474
РОЗДІЛ 14. ВИДІЛЬНА СИСТЕМА .....	479
14.1. Будова ниркового канальця (нефрона) .....	481
14.2. Функції ниркового канальця (нефрона) .....	483
14.3. Нирки хребетних, їх розвиток, будова, еволюція .....	486
14.4. Видільні протоки .....	492
14.5. Сечовий міхур .....	492
РОЗДІЛ 15. СТАТЕВА СИСТЕМА І РЕПРОДУКТИВНА ФУНКЦІЯ .....	494
15.1. Становлення статі .....	497
15.2. Статеві залози, розвиток і будова, утворення статевих продуктів .....	498

---

15.3. Статеві протоки хребетних .....	503
15.3.1. Яйцепровід і його похідні .....	504
15.3.2. Сім'япровід і виведення сперми .....	509
15.4. Клоака і копулятивні органи хребетних .....	512
15.4.1. Клоака (клоаса) .....	512
15.4.2. Копулятивні органи .....	515
РОЗДІЛ 16. СИСТЕМА ОРГАНІВ ВНУТРІШНЬОЇ СЕКРЕЦІЇ .....	519
16.1. Залози, які є похідними епітелію глотки .....	521
16.2. Залози, пов'язані з мозком .....	525
16.3. Надниркові залози .....	528
16.4. Залози, походження яких пов'язане з епітелієм первинної кишки .....	529
16.5. Гормон — продукуюча частина статевих залоз .....	530
РОЗДІЛ 17. ОРГАНИ ЧУТТЯ ХРЕБЕТНИХ .....	532
17.1. Органи бокової лінії .....	536
17.2. Орган слуху і рівноваги .....	539
17.2.1. Внутрішнє вухо .....	539
17.2.2. Середнє вухо .....	547
17.2.3. Зовнішнє вухо .....	550
17.2.4. Еволюція органу слуху .....	551
17.3. Орган нюху .....	553
17.4. Орган зору. Око (oculus) .....	560
17.4.1. Загальна схема будови ока .....	560
17.4.2. Розвиток органу зору в ембріогенезі .....	562
17.4.3. Характеристика основних структур ока хребетних .....	563
17.4.4. Порівняльна характеристика будови ока в ряду хребетних .....	569
РОЗДІЛ 18. НЕРВОВА СИСТЕМА .....	574
18.1. Структурні елементи нервової системи .....	575

---

18.2. Структурна організація нервової системи .....	583
18.3. Центральна нервова система .....	583
18.3.1. Спинний мозок .....	584
18.3.2. Головний мозок .....	587
18.4. Периферійна нервова система .....	613
18.4.1. Спинномозкові або спинальні нерви .....	613
18.4.2. Вісцеральна нервова система .....	614
18.4.3. Черепно-мозкові нерви .....	620
<b>РОЗДІЛ 19. ЗАКОНОМІРНОСТІ ФОРМОУТВОРЕННЯ АБО МОРФОЛОГІЧНА ЕВОЛЮЦІЯ ХРЕБЕТНИХ (ЗАКЛЮЧНА ЧАСТИНА) .....</b>	<b>629</b>
19.1. Введення в проблему .....	629
19.2. Шляхи і закономірності еволюційного і філогенетичного формоутворення організмів і їх різноманіття .....	633
19.2.1. Диференціація і інтеграція .....	634
19.2.2. Можливі шляхи і закономірності еволюційних перебудов органів (модуси органогенезів) .....	635
19.3. Еволюція груп .....	642
19.3.1. Емпіричні «правила» еволюції груп .....	648
<b>РЕКОМЕНДОВАНА ЛІТЕРАТУРА .....</b>	<b>653</b>
<b>СЛОВНИК АНАТОМІЧНИХ ТЕРМІНІВ .....</b>	<b>655</b>
<b>ТЛУМАЧНИЙ СЛОВНИК ТЕРМІНІВ .....</b>	<b>673</b>

Навчальне видання

КОВТУН Михайло Фотійович  
МИКИТЮК Олександр Миколайович  
ХАРЧЕНКО Людмила Павлівна

# ПОРІВНЯЛЬНА АНАТОМІЯ ХРЕБЕТНИХ

Підручник

Керівник видавничих проєктів *О.М. Худолій*  
Комп'ютерна верстка *М.О. Худолій*  
*За редакцією авторів*

Підписано до друку 01.09.2005. Формат 60×90 <sup>1</sup>/<sub>16</sub>. Папір офсетний.  
Гарнітура Таймс. Друк офсетний. Ум. друк. арк. 43. Обл.-вид. арк. 40,63.  
Вид. № 05-005. Зам. № 05-043. Тираж 1 000 прим. Ціна договірна.

Видавець «ОВС» ТОВ  
Україна, 61003 м. Харків, пл. Конституції, 18, к. 11.  
e-mail: [ovc@ovc.kharkov.ua](mailto:ovc@ovc.kharkov.ua); <http://www.ovc.kharkov.ua>  
Свідоцтво Держкомінформу України  
Серія ДК № 331 від 08.02.2001 р.

Віддруковано  
з готових діапозитивів в друкарні  
ПП «Діса Плюс»  
61000, м. Харків, вул. 23 Серпня, 31-А, 44