

И. И. ШМАЛЬГАУЗЕН

ОСНОВЫ
СРАВНИТЕЛЬНОЙ
АНАТОМИИ

УЧПЕДГИЗ · 1938

Аристидов.

Академик

И. И. ШМАЛЬГАУЗЕН

ОСНОВЫ СРАВНИТЕЛЬНОЙ АНАТОМИИ ПОЗВОНОЧНЫХ ЖИВОТНЫХ

ИЗДАНИЕ ТРЕТЬЕ,
ИСПРАВЛЕННОЕ И ДОПОЛНЕННОЕ

*Утверждено Всесоюзным Комите-
том по делам высшей школы при
СНХ СССР в качестве учебника для
государственных университетов*

ГОСУДАРСТВЕННОЕ
УЧЕБНО-ПЕДАГОГИЧЕСКОЕ ИЗДАТЕЛЬСТВО
НАРКОМПРОСА РСФСР • МОСКВА • 1938

596
Ш71

28.09.31

Книга представляет собой третье издание известного руководства сравнительной анатомии академика И. И. Шмальгаузена и рассчитана на студента-биолога. В отличие от большинства других подобных руководств в него включена довольно значительная общая часть, содержащая очерк истории сравнительной анатомии, определение основных ее понятий и разъяснение основных принципов филогенетического преобразования органов. Кроме того, как единственный опыт такого рода дан краткий очерк филогении с заключительной главой о морфо-физиологических закономерностях эволюции. Эта синтетическая часть является логическим завершением курса.

БИБЛИОТЕКА
КОНСПЕКТНОГО
ИЗУЧЕНИЯ
ИЗВ. № 159758

СОДЕРЖАНИЕ

	Стр.
Предисловие	7
Часть I. Введение	
История сравнительной анатомии	10
Основные понятия сравнительной анатомии	16
Организм и орган	16
Метод сравнения и гомология органов	17
Развитие (филогенез и онтогенез)	19
Основные принципы филогенетического формообразования	19
Дифференциация и интеграция	19
Морфо-физиологические преобразования органов	20
Прогресс, регресс и специализация органов	22
Соотносительное развитие органов	23
Корреляции индивидуальные или физиологические	24
Координации, или филетические корреляции	26
Замещение органов и функций	28
Возникновение органов и их исчезновение	28
Эмбриологический метод в сравнительной анатомии и вопрос о соотношениях между филогенезом и онтогенезом	32
Организация хордовых животных	37
Характеристика хордовых	37
Организация ланцетника	38
Развитие ланцетника	43
Общая организация позвоночных	47
Классификация позвоночных	53
Эмбриональное развитие позвоночных	56
Часть II. Сравнительная анатомия отдельных систем органов	
Общие покровы	68
Покровы беспозвоночных	68
Покровы позвоночных	69
Роговые образования	71
Кожные железы	77
Кожный скелет	81
Внутренний скелет	87
Скелет беспозвоночных	87
Скелет позвоночных	83
Позвоночник	90
Элементы позвоночника	91
Позвоночник низших позвоночных	99
Позвоночник наземных позвоночных	101
Грудина	108
Надгрудинник	111
Брюшные ребра	111
Череп	111
Дифференцировка мезодермы в области головы	111
Развитие осевого черепа	113

	Стр.
Развитие и строение висцеральной части черепа	117
Теории происхождения черепа	120
Хрящевой череп низших позвоночных	122
Костный череп	124
Костный череп высших рыб	126
Череп наземных позвоночных и его окостенения	131
Череп амфибий	136
Череп рептилий	139
Череп птиц	146
Череп млекопитающих	147
Скелет конечностей	155
Непарные плавники	155
Парные плавники	159
Происхождение конечностей	160
Передний пояс рыб	163
Задний пояс рыб	164
Скелет грудного плавника	165
Скелет брюшного плавника	166
Конечности наземных позвоночных и их происхождение	167
Плечевой пояс наземных позвоночных	171
Тазовый пояс наземных позвоночных	174
Скелет свободной конечности	177
Свод важнейших фактов и положений морфологии скелета	183
Мышечная система	187
Мускулатура беспозвоночных	187
Мускулатура позвоночных	188
Висцеральная мускулатура	188
Висцеральная мускулатура висцерального аппарата и ее производные	189
Соматическая мускулатура	192
Глазные мышцы	193
Подъязычная мускулатура	194
Мускулатура туловища	195
Спинальная мускулатура наземных позвоночных	195
Брюшная мускулатура наземных позвоночных	196
Мускулатура конечностей	198
Диафрагма	200
Подкожная мускулатура	201
Электрические органы	202
Нервная система	203
Нервная система беспозвоночных	203
Нервная система хордовых животных и ее происхождение	205
Развитие нервной системы позвоночных	208
Развитие периферической нервной системы	213
Спинной мозг	216
Головной мозг	217
Обзор строения головного мозга в различных классах	224
Мозговые оболочки	230
Периферическая нервная система	230
Функциональные компоненты нервной системы	233
Головные нервы	235
Функциональная дифференцировка отделов центральной нервной системы	246
Органы чувств	249
Органы чувств общего значения	249
Специализированные органы чувств	250
Органы восприятия механического раздражения	250
Органы равновесия и слуха	253
Слуховой орган позвоночных	254
Среднее ухо	259
Органы зрения	260
Непарные глазные пузырьки позвоночных	261
Парный орган зрения позвоночных	263
Органы восприятия химического раздражения	269
Органы вкуса позвоночных	269

	Стр.
Органы обоняния позвоночных	270
Органы пищеварения	275
Органы пищеварения беспозвоночных	275
Органы пищеварения позвоночных	275
Ротовая полость	277
Зубы	278
Язык	285
Ротовые железы	287
Глотка	288
Пищевод	288
Желудок	288
Кишка собственно	290
Пищеварительные железы	293
Печень	293
Поджелудочная железа	294
Плавательный пузырь	295
Органы дыхания	297
Органы дыхания беспозвоночных	297
Органы дыхания позвоночных	298
Жабры	298
Наружные жабры	304
Добавочные органы дыхания	304
Легкие позвоночных	306
Развитие легких	306
Происхождение легких	307
Дыхательные пути	308
Гортань	308
Трахея	310
Легкие собственно	310
Органы кровообращения	314
Органы кровообращения беспозвоночных	314
Органы кровообращения позвоночных	316
Развитие сердца и сосудов	318
Сердце	320
Артерии	323
Вены	328
Лимфатическая система	330
Полость тела	332
Полость тела беспозвоночных	332
Полость тела позвоночных	333
Органы выделения	334
Органы выделения беспозвоночных	334
Органы выделения позвоночных	335
Почки	335
Органы воспроизведения	346
Органы воспроизведения беспозвоночных	346
Органы воспроизведения позвоночных	347
Половые железы	347
Половые протоки	348
Копулятивные органы	355
Органы внутренней секреции	357
Производные эпителия глотки	358
Железы, связанные с мозгом	360
Околопочечные органы	361
Инкреторные части половых желез	362

Часть III. Филогения позвоночных и ее закономерности

Филогения позвоночных	364
Палеонтологический метод в филогении	364
Эволюция многоклеточных животных	365
Происхождение хордовых	369

СОДЕРЖАНИЕ

	Стр.
Соотношения между низшими хордовыми и позвоночными	371
Бесчелюстные позвоночные (Agnatha)	377
Челюстные позвоночные (Gnathostomata). Рыбы	383
Происхождение наземных позвоночных	391
Предки наземных позвоночных	393
Происхождение амфибий	396
Происхождение рептилий	400
Происхождение птиц	409
Происхождение млекопитающих	414
Эволюция млекопитающих	419
Морфо-физиологические закономерности эволюции	437
Приспособление	437
Прогресс и регресс	438
Ароморфоз и адаптация как основные направления эволюционного процесса	439
Дивергенция, конвергенция и параллелизм в эволюции	440
Монофилия и полифилия	443
Направленность эволюции	445
Неограниченность эволюции и вымирание	446
Необратимость эволюции	448
Указатель литературы	451
Именной указатель	462
Предметный указатель	464
Index	481

ПРЕДИСЛОВИЕ

Настоящий курс рассчитан на студентов биологического факультета университетов. Предполагается, что студент, приступающий к изучению сравнительной анатомии, получил некоторую общебиологическую подготовку и прослушал уже основной курс зоологии. Все же я считал не лишним дать вначале краткую характеристику хордовых и позвоночных животных, а также ознакомить читателя с элементами их эмбриологии, поскольку это нужно для понимания сравнительной анатомии позвоночных. Кроме того, я предпосылаю каждой главе краткий очерк по сравнительной анатомии беспозвоночных для того, чтобы дать отправную точку для сравнения и чтобы яснее выдвинуть эволюцию соответствующих органов позвоночных. Эти вводные очерки набраны мелким шрифтом. Мелким шрифтом набрано также изложение строения органов по классам в тех случаях, когда такое изложение казалось мне необходимым; в других случаях оно совершенно опущено, так же как и описание многих анатомических особенностей отдельных групп, которое с успехом может быть приурочено полностью к учебнику зоологии (например, совершенно опущено описание органов, служащих для питания зародыша у живородящих позвоночных).

При выборе материала я старался отвести первое место тем фактам, которые имеют большое филогенетическое значение, характеризуя эволюцию больших групп. Особое внимание уделено скелету как системе органов, наиболее ясно иллюстрирующей эволюцию позвоночных вообще и отдельных классов и групп в частности.

Во втором издании по сравнению с первым, кроме внесения некоторых поправок и дополнений, значительно увеличено число рисунков. Кроме этого, наново составлено введение, содержащее исторический очерк развития сравнительной анатомии, разъяснение основных понятий и принципов сравнительной анатомии, а также разбор методов филогенетического исследования. Далее, как опыт синтеза сравнительноанатомических данных к курсу прибавлен краткий очерк филогении позвоночных. И здесь для цельности изложения этому очерку предпослан набросок основных моментов филогении беспозвоночных. Наконец, в конце книги разбираются некоторые основные закономерности эволюционного процесса, поскольку о них можно говорить на основании филогенетических исследований. Значительная часть новых рисунков перерисована для этой книги моей дочерью О. И. Шмальгаузен.

В третьем издании добавлено 15 рисунков, часть прежних заменена, и внесены исправления, уточнения и немногие дополнения в тексте, в особенности в описании осевого скелета и половой системы.

И. Шмальгаузен.

ЧАСТЬ I

ВВЕДЕНИЕ

При изучении животных организмов мы их разлагаем на пространственно ограниченные части, несущие определенную функцию. Такие более или менее сложные комплексы, служащие для тех или иных отправлений, мы называем органами. Разлагая сложные органы на более простые, подчиненные органы, или еще далее — на наиболее простые, элементарные органы (а последние — на ткани и клетки, что представляет вместе с тем уже задачу гистологии), мы путем анализа получаем детальнейшую картину строения органов и их взаимоотношений в целом организме. Такое исследование строения организма, т. е. его формы в самом широком смысле этого слова, составляет задачу описательной анатомии. Другая задача исследователя — изучить изменения этой формы как процессы — составляет предмет морфологии. При этом изучение тех преобразований в строении организма, которые наблюдаются в сравнительно короткое время его индивидуального развития, начиная от яйца и до вполне законченного организма, составляет специальную задачу эмбриологии. Исследование же преобразований сходных органов у различных животных составляет предмет сравнительной анатомии. Путем синтеза сравнительная анатомия создает ряды форм, позволяющие проследить шаг за шагом постепенные изменения строения органов.

Главный метод сравнительной анатомии есть метод сравнения, позволяющий установить большее или меньшее сходство между органами различных животных и дающий возможность проследить постепенные их преобразования. Для обозначения сходства строения, или морфологического сходства, служит термин «гомология» в отличие от сходства отправлений, или физиологического сходства, — аналогии.

Установление гомологии органов и составляет ближайшую задачу сравнительной анатомии, как она была поставлена уже давно (в конце XVIII столетия). Критерием гомологии является, таким образом, простое сходство строения органа, причем чем более сходны между собой и соответствующие организмы (что определяется сходством строения и взаимоотношений других органов), или, как говорят, чем они «ближе», тем надежнее выводы, тем меньше риска принять аналогию за гомологию. Отсутствие промежуточных форм, которые позволили бы провести сравнение и между более «далекими» организмами, отчасти восполняется сравнением всех стадий индивидуального развития, так как зародыши таких животных и вообще не вполне еще развитые формы обнаруживают обычно большую степень сходства, чем взрослые. Поэтому в настоящее время сравнительная анатомия не довольствуется изучением одних взрослых организмов, но проводит детальное сравнение на всех стадиях их индивидуального развития¹. Таким образом, сравнительная анатомия сливается со сравнительной эмбриологией в единую науку.

¹ Эмбриологический критерий гомологии, взятый сам по себе, ненадежен. Некоторые процессы индивидуального развития оказываются весьма изменчивыми, так что нередко несомненно гомологичные органы развиваются у близких форм за счет различных источников (меторизис), в различных местах (гетеротопия) или в иной последовательности (гетерохрония).

С установлением эволюционной теории задача сравнительной анатомии расширилась. Изменился и взгляд на значение сходства гомологичных органов. Если раньше гомология, т. е. морфологическое сходство органов, объяснялось единством плана творения, то теперь оно объясняется общностью происхождения от одного и того же органа более или менее отдаленного предка, т. е. кровным родством организмов. Соответственно и самое понятие гомологии органов несколько изменилось, и в современной науке гомологичными признаются сходно построенные органы, сходство которых есть выражение их происхождения от одного и того же органа общего предка.

Вместе с тем установление гомологий органов и изучение их преобразований в ряду животных, т. е. построение сравнительноанатомических рядов форм, не является уже конечной целью, а оказывается лишь средством для выяснения родственных отношений и, таким образом, средством для изучения истории организмов, т. е. их филогении. Так как необходимый при изучении всякой истории фактор — время — дается здесь лишь путем сложных умозаключений, то некоторые выводы нуждаются в проверке данными палеонтологии, в которой историческая последовательность дается более непосредственно и надежно. Отсюда вытекает необходимость самого тесного контакта с наукой об ископаемых животных, строение которых, само собой разумеется, составляет в равной мере и предмет сравнительноанатомического изучения.

Изучение истории, интересное и само по себе, становится существенно необходимым, если мы желаем подойти ближе к тем процессам преобразования форм, которые сопровождают историческое или филогенетическое развитие организмов, если мы желаем понять явления приспособления органов и организмов, явления их прогрессивного и регрессивного развития, явления смены функций и т. д. И не менее необходимо это изучение, если мы желаем найти удовлетворительное объяснение процессам индивидуального, или онтогенетического, развития. На стадии яйцеклетки очень далекие животные нередко столь сходны между собой, что при современных средствах исследования неотличимы; между тем в дальнейшем, даже при идеально одинаковых условиях, из них постепенно развиваются совершенно отличные организмы. Это различие в процессах формообразования обусловлено, конечно, индивидуальным строением яиц, связанным с различным их происхождением и различной историей соответствующих организмов.

Можно прямо сказать, что ни в какой другой области знания важность изучения истории не выступает с такой очевидностью, как в биологии, и наиболее существенной особенностью живых организованных существ является историческая их обоснованность.

Таким образом, изучение истории организмов животных является важнейшей задачей сравнительной анатомии и связанной с нею филогенетики. Можно задачу понимать еще шире и требовать объяснения этой истории, т. е. ставить своей целью каузальное изучение истории, но это составляет уже в значительной мере предмет эволюционной теории, и здесь на первый план выступает экспериментальный метод исследования. Нужно сказать, что в этом направлении работа еще только начинается.

ИСТОРИЯ СРАВНИТЕЛЬНОЙ АНАТОМИИ

Анатомия животных изучалась уже в глубокой древности. Натуралисты-философы древней Греции обладали уже известными познаниями в этой области. Особенно большую работу проделал Аристотель (384 до 322 г. до н. э.), изучивший и описавший очень большое число разнообразнейших животных (более 500). Аристотелю принадлежит заслуга создания первой научной классификации. Он обращает особое внимание на единство плана строения животных в пределах устанавливаемых им крупных групп, в которых одни и те же органы различаются лишь по степени своего развития. В строении организма он различает «гомогенные» части (т. е. ткани) и «гетерогенные» (т. е. органы). Аристотель произвел также первые наблюдения над эмбриональным развитием цы-