

КИЇВСЬКА ШКОЛА ПОРІВНЯЛЬНИХ МОРФОЛОГІВ

С. К. РУДИК, доктор ветеринарних наук, професор

М. М. СТЕГНЕЙ, кандидат ветеринарних наук, доцент

Ж. Г. СТЕГНЕЙ, кандидат ветеринарних наук, доцент

Національний університет біоресурсів і природокористування України

E-mail: stegney_mm@nubip.edu.ua

[https://doi.org/10.31548/dopovidi2\(102\).2023.014](https://doi.org/10.31548/dopovidi2(102).2023.014)

Анотація. У статті подаються відомості про наукову діяльність окремих представників Київської школи порівняльних морфологів України заснованої Б.О. Домбровським у 1924 році. Домбровський Б.О. разом зі своїми учнями працював над вивченням питань біоморфології, тобто синтезу екології і морфології окремо взятого виду, який займає свою екологічну нішу за межами якої він існувати не може. Принципів Б.О. Домбровського у своїх наукових дослідженнях дотримувався його учень В.Г. Касьяненко, який поряд з цим започаткував новий науковий напрямок дослідження – порівняльно-анатомічний і функціональний аналіз локомоторного апарату. Працюючи завідувачем відділу Еволюційної морфології Інституту зоології АН УРСР займався вивченням біомеханіки, тобто вивчав структурний і біомеханічний аналіз локомоторного апарату чотириногих.

Особливо відзначився науковою діяльністю представник Київської школи порівняльних морфологів професор Г.О. Гіммельрейх, який проводив широке і детальне морфо-функціональне дослідження глотки. Це дало йому можливість створити нове уявлення про шляхи філогенетичного розвитку всієї головної кишки апарату травлення. Вивчення під'язикового апарату проводив професор С.К. Рудик, який не лише вивчив його видові особливості будови, але і вияснив історію його розвитку і причинну зумовленість.

Ключові слова: Київська школа порівняльних морфологів, кафедра анатомії, біомеханічні дослідження, під'язиковий апарат ссавців

Вступ. Кожний навчальний заклад виділяється науковими школами, які формуються десятками років. За вимогами Міністерства освіти і науки України, вік школи визначається у 50 років.

Київська школа порівняльних морфологів України має вік ... 99 років. Вона відома за межами України. За ХХ ст. було визнано 20 морфологів світу (медиків,

ветеринарів, зоологів), серед яких трое з Київської школи: Б. О. Домбровський, В. Г. Касьяненко, Г. О. Гіммельрейх.

У Київській школі порівняльних морфологів захищено 50 докторських, 150 кандидатських дисертацій, видано більше 160 монографій, підручників, посібників і 3320 наукових статей в різних виданнях.

Рудик С. К., Стегней М. М., Стегней Ж. Г.

Матеріал і методи. Основою методологічного дослідження є фундаментальні підвалини наукового аналізу – принцип історизму та системності. При проведенні досліджень використано хронологічний та аналітичний методи. Використано матеріал Державного архіву м. Київ, Інституту зоології І. І. Шмальгаузена НАН України, архівні справи кафедри анатомії, гістології і патоморфології тварин ім. акад. В. Г. Касьяненка Національного університету біоресурсів і природокористування України та видання періодичної преси.

Результати дослідження.



Домбровський Б. О.
(1885-1973)

започаткував Домбровський Броніслав Олександрович (1885-1973), який народився у м. Єлисаветграді (нині Кропивницький). Закінчив гімназію та фізико-математичний факультет Київського університету Св. Володимира (1903-1912) [1, 2].

В університеті Б. О. Домбровський відмінно навчався і професорами запрошувався в зоологічні експедиції в Киргизстан (1907) та в літні місяці до Східного та Західного Закавказзя (1909-1911). За наслідками експедицій були видрукувані наукові статті та монографія «Материалы для изучения птиц Колхиды, Аджарии и сопредельных мест» (1912).

Ще студентом Б. О. Домбровського було запрошено викладачем Київського Фребелевського педагогічного інституту (1912-1915).

Після закінчення університету працював лаборантом, асистентом кафедри зоології хребетних і порівняльної анатомії Київського університету Св. Володимира (1914-1924), постійно виїжджаючи в різні експедиції.

Паралельно працював викладачем у Київському медичному інституті (1918-1924).

Він був відомим у м. Києві не лише науковими працями, але й знаннями з історії стародавнього світу, міфології, вивчав літературу, мистецтво та ... писав вірші.

Вже відомого Б. О. Домбровського було запрошено завідувачем кафедри нормальної анатомії Київського ветеринарно-зоотехнічного інституту (1924-1929), в якому особливо розкрився його талант науковця і педагога.

Рудик С. К., Стегней М. М., Стегней Ж. Г.

Більше 100 років його ідеї живуть в стінах кафедри анатомії, нині кафедри анатомії, гістології і патоморфології тварин ім. акад. В. Г. Касьяненка. Це він запропонував проходження курсу анатомії на трупному матеріалі (препарування), заклав основи навчального музею та порівняльно-анатомічні дослідження не лише серед викладачів, але і студентів, друкуючись в престижних іноземних журналах – «Anatomischer Anzeiger» і «Z.fur Anatomie u Entw.-gesch.» - 24 статті [3,4,5,6].

Ним був вперше введений у світову наукову практику термін «біоморфологія» (1926), який став нині домінуючим при проведенні досліджень [7].

У 1925 році на Всесоюзному з'їзді зоологів, анатомів, гістологів і ембріологів (Ленінград) визнають школу Б. О. Домбровського, в якій започатковано новий напрям в порівняльній морфології, в основу якого покладений метод встановлення і врахування кореляцій як метод синтезу структур і аналізу процесів, тобто функціональний підхід до структур організму в аспекті «цілого» зв'язку організму із довкіллям.

З 1929 року серед членів інституту почали вишукувати «ворогів народу». Професорів арештовували. Б. О. Домбровський серед професорів відрізнявся незалежністю, і це викликало невдоволення і заздрість, що могло закінчитися арештом.

У 1929 році Б. О. Домбровський прийняв пропозицію – організації Ветеринарного інституту в Казахстані – заснувати кафедру нормальної анатомії. Це було вірне рішення.

Слід зазначити, що Б. О. Домбровський не був ні доктором, ні професором. Він був призначений радою інституту на посаду завідувача за його наукові праці.

Лише у 1930 році Б. О. Домбровський був затверджений в званні професора, а у 1936 році за сукупністю наукових праць йому присуджено наукову ступінь доктора біологічних наук. Він обраний академіком до АН Казахської РСР (1954) та йому присвоєно звання Заслуженого діяча науки Казахської РСР (1945).

Б. О. Домбровський разом зі своїми учнями працював над побудовою інтегральної (цілої) анатомії і зробив узагальнення по дихальній, статевій, судинній і нервовій системах хребетних і безхребетних. Матеріали видрукувані в п'яти монографіях.

Особливо цінним було його узагальнення етапів розвитку морфологічного мислення, в якому визначає п'ять етапів розвитку біологічного мислення [8].

Перший характеризується етапом становлення біологічного мислення в Древній Греції, Римі, періоду Ренесанса, коли пізнання зводилися не лише до «пізнання» і

Рудик С. К., Стегней М. М., Стегней Ж. Г.

опису предметів і явищ, а мірою вивчення речей була якість.

Другий етап – від Кеплера і Галілея до французьких матеріалістів – характеризується введенням в процес пізнання другої міри вивчення явищ природи – категорії кількості.

До третього етапу, сучасному Гете і Шілінгу, властиво вивчення явищ і процесів в просторовому аспекті, тобто третьою мірою речей стає форма.

Четвертий етап у розвитку наукового мислення в біології – епоха Канта, Лапласа, Ламарка, Дарвіна. Він характеризується як філогенетичний, коли в процесі пізнання явищ природи і предметів враховувалася четверта міра речей – час, що дозволяє виявити філогенетичну залежність, встановити доступні зв'язки і вивчити причини.

У сучасному, п'ятому, етапі Б. О. Домбровський бачив крім тимчасового параметра і другий компонент історичного розвитку – динамічний момент, коли явища і структура тваринного організму визначаються новою мірою – рухом, що дозволяє їх функціонально трактувати.

Він вперше в історії інтегральної анатомії виділяє в організмі тварин чотири ступені розвитку сом: архео-, палео-, мезо- і неосому, відмічаючи, що кожна з них слід визначати як специфічну структуру з властивою їй однією специфічною нервовою

системою і лише певним типом нервових закінчень чи органів чуття.

В нервовій системі він виявив не чотири функціональних компонентів, а шість. Думка про те, що рухова бляшка соматичних м'язів уявляє утвір нервового походження і відповідає периферичному постгангліонарному апарату вегетативних нервів, пізніше підтвердилися працями зарубіжних морфологів про нервово-м'язові кінцеві пластинки рухового нерва.

Б. О. Домбровський вдало застосовував в дослідженнях принцип реціпрокності (взаємо-зворотних відносин), відкритого І. П. Павловим [9]. Він науково підтвердив нерозривний зв'язок фізіології і морфології судин і судинних нервових центрів, відмічаючи той факт, що симпатична іннервація судин стінок тіла появляється лише у кісткових риб, тоді як у хрящуватих представників така система є лише в судинах кишечника.

Автоматизм реціпрокності, за автором, виробляється у процесі еволюції у зв'язку з функціональною діяльністю тварини.

В еволюційному аспекті Б. О. Домбровський разом з учнями вивчав біоморфологію дихальної системи хребетних, розглядаючи її у зв'язку з умовами середовища життя, характером локомоції, способом живлення. Це дозволило прослідкувати розвиток гіпоксональних м'язів і легень

Рудик С. К., Стегней М. М., Стегней Ж. Г.

хребетних, виявити залежність їх будови з характером дихальної моторики, визначити типи дихання, утвердити концепцію альвеолярного дихання і виявити залежність від виду і конституції тварин.

Великий внесок зробив Б. О. Домбровський в розвиток нейроморфології хребетних і безхребетних тварин. Переглянуто ряд положень вчення про нервову систему і запропоновано нові уявлення про взаємовідносини елементів нервової системи з функціональними елементами організму у філогенетичному плані. Він розглядав нервову систему як «координуючу», тоді як судинну – як «об'ємну».

Значний внесок Б. О. Домбровський вніс у вивчення шляхів еволюції скелетно-м'язових і відповідних нервових компонентів тулуба серед кісткових риб та домінуючу роль заднього відділу тіла у птахів.

Він зробив аналіз і синтез корелятивних зв'язків в організмі комах, трофічних процесів і структур, нервово-м'язових біоенергетичних відношень.

В останні роки життя Б. О. Домбровський розробив новий напрямок в морфології тварин – біоенергетичний, який він вважав безпосереднім продовженням «еволюційної морфології» М. О. Северцова і І. І. Шмальгаузена. Зі

школи Б. О. Домбровського вийшло 7 докторів і 30 кандидатів наук.

Основні положення його праць знайшли відображення у відповідних монографіях [10,11].



Касьяненко В.Г. (1901-1987)

Академік АН УРСР (без статусу член-кореспондента), кавалер ордена Червоної Зірки (цивільний), директор Інституту зоології АН УРСР, кавалер ордена Леніна – все це стосується учня Б. О. Домбровського, доктора біологічних наук, професора Володимира Григоровича Касьяненка (1901-1981) [12].

В. Г. Касьяненко закінчив Київський ветеринарно-зоотехнічний інститут (1926) і ще студентом працював лаборантом при кафедрі анатомії. Був зачислений асистентом на кафедру, яку очолював Б. О. Домбровський.

Як і вчитель, знав німецьку мову і видрукував п'ять статей (1927-1929) у найбільш відомих журналах світу «Anatomischer Anzeiger» і «Zeitscher

Рудик С. К., Стегней М. М., Стегней Ж. Г.

für Anat. u Entw-gesch.». [13,14,15,16,].

Після від'їзду Б. О. Домбровського до Алма-Ати (1929) всю роботу на кафедрі проводив в.о. доцента В. Г. Касьяненко.

В стінах інституту В. Г. Касьяненко обіймав посади завідувача кафедри (1932-1951), декана (1932-1934), зам. директора з наукової роботи (1937-1941, 1945-1947), завідувача кафедри анатомії (1941-1944), проректора з наукової роботи Свердловського сільськогосподарського інституту (1941-1942) (де був в евакуації), завідувача відділом (1947-1950), заступника директора (1949), директора (1950-1963) Інституту зоології АН УРСР.

Перебуваючи у Свердловську, отримав замовлення з Міністерства оборони – підготувати монографію з особливостей будови холки коня, яка необхідна була військовим ветеринарним лікарям, для ефективного хірургічного втручання. За цю працю В. Г. Касьяненко (як цивільний) отримав військову нагороду – орден Червоної Зірки [17].

Поряд із навчальною роботою широкого розвитку набули наукові дослідження, а відповідно захист кандидатських і докторських дисертацій (підготовлено 10 докторів і 18 кандидатів наук).

Працюючи в Інституті зоології сформував Відділ порівняльної анатомії (1950), в якому дотримувався

принципів Б. О. Домбровського і започаткував новий науковий напрямок дослідження – порівняльно-анатомічний і функціональний аналіз локомоторного апарату [18,19,20,21,22,23,24].

В Інституті зоології разом з В. К. Касьяненком працювали його учні-ветеринари С. Ф. Манзій і П. М. Мажуга.

Так, у Відділі еволюційної морфології виник новий напрямок досліджень – біомеханіка і експеримент, тобто вивчався структурний і біомеханічний аналіз локомоторного апарату чотириногих (С. Ф. Манзій). Зоологічна біомеханіка Відділу зайняла провідне місце в АН УРСР і стала визнаним центром цих досліджень.

За короткий термін проведено біомеханічний аналіз скелета кінцівок (К. П. Мельник), їх суглобів (С. Ф. Манзій, В. Ф. Мороз, В. С. Коток).

Дослідження відділу знайшло практичне втілення в остеогенезі. Співпраця з Київським науково-дослідним інститутом ортопедії дозволила використовувати здобутки для лікування переломів кісток у людини.

Нові дані відносно впливу гіпокінезії на локомоторний апарат тварин були донесені до вчених світу на XXI Міжнародному ветеринарному конгресі (1979).

Біомеханічні дослідження були також направлені на вивчення міцності кісток та навантажень на

Рудик С. К., Стегней М. М., Стегней Ж. Г.

них (С. Ф. Манзій, В. І. Кликов). Було доведено, що кожна кістка, у певних місцях, має різну структуру, а відповідно і міцність. Такі дослідження проводилися вперше і при Президії АН УРСР біла створена Проблемна рада по біомеханіці (С. Ф. Манзій).

Дослідженнями Відділу зацікавилася кафедра теорії механіки Київського інституту цивільної авіації (член-кореспондент АН УРСР С. М. Кожевников) і були проведені спільні дослідження суглобів з використанням складових синовії як мастильної речовини (О. Г. Березкін).

У Відділі існувала лабораторія морфологічних досліджень (В. Ф. Мороз, В. С. Коток). Був створений приладокомплекс (третбан з регулювальною швидкістю руху трансмісійної доріжки, електроміограми для запису роботи м'язів, самописці тощо). Це була новинка в дослідженнях. На цьому комплексі були виконані докторські дисертації (М. Ф. Ковтун, С. К. Рудик, В. Ф. Сич, Х. Т. Кушхов, В. Ф. Мороз) та кандидатські дисертації (В. Ф. Мороз, В. С. Коток).

Вперше у світовій морфології були отримані нові дані відносно функціонування м'язів кінцівок ссавців, птахів, м'язів крила кажанів та м'язів під'язикового апарату. [25].

Дослідженнями локомоторних циклів і ролі синовії у роботі суглобів кінцівок ссавців (О. Г. Березкін, Н. О. Науменко) були встановлені періоди і

фази локомоторних рухів, поведінка кожного суглоба кінцівок та розшифрована програма узгодженого функціонування суглобів кінцівок та розшифрована програма узгодженого функціонування всіх суглобів у статичній і динамічній кінцівці. Особлива увага приділялася біомеханічній ролі синовії у клініці (створена штучна синовія).

Кандидатська і докторська дисертації з вивчення сенсорної іннервації суглобів були виконані М. М. Ільєнком. Він провів дослідження на всіх суглобах грудної і тазової кінцівок у тварин з різним типом опори на землю. Була отримана повна картина онто- і філогенетичного ускладнення рецепторів.

У Відділі вивчалися кровоносні судини кінцівок чотириногих. Захищені докторські дисертації (П. М. Мажуга, Ю. П. Антипчук, О. Р. Радзієвська, О. М. Щегольков) та кандидатські (І. С. Барзилович, Л. П. Осинський) дисертації.

З Відділу виділився Відділ цитології і гістогенезу (керівник П. М. Мажуга). Завданням Відділу було не вивчення клітин в цілому, а клітин, які складають тканинні структури систем тварин. Для вивчення клітин були застосовані складні методи і прилади: світова, електронна і люмінесцентна мікроскопія, цитофотометрія, авторадіографія, мікрокінознімання тощо.

Вивчалися закономірності розвитку і цитологічних

Рудик С. К., Стегней М. М., Стегней Ж. Г.

особливостей похідних мезенхіми (П. М. Мажуга, І. Ф. Батюк) [26].

Поглиблене дослідження механізму остеогенезу з застосуванням методів авторадіографії, цитофотометрії і електронної мікроскопії проводилися при виконанні докторської (Н. В. Радіонова) та кандидатської (Т. П. Вечерська) дисертацій.

Значним внеском у розвиток скелета були дослідження про механізми формування, розвитку і росту хрящуватих закладок, як структурних і функціональних попередників кістки, механізми процесу заміщення хряща і розвиток на основі кісткової тканини (П. М. Мажуга, А. Я. Жітніков, Л. І. Харчук, В. П. Пегета).

Відділ цитології і гістогенезу разом з Інститутом переливання крові МОЗ УРСР проводив дослідження репродукції і диференціювання клітин кровотворних органів при консервуванні (1971-1975).

Разом з Інститутом загальної і комунальної гігієни МОЗ УРСР проводилися дослідження дії на живі системи електромагнітного поля, хімічних забруднень.

Ці дослідження співробітників Відділу увійшли у проект Міжнародної програми «Людина і біосфера».

За період роботи Відділу (1963-1980) було підготовлено шість докторів наук і 18 кандидатів наук, видано чотири монографії, п'ять

теоретичних збірників і біля 400 наукових статей.



Гіммельрейх Г. О. (1910-1987)

Ім'я Германа Олександровича Гіммельрейха (1910-1987), Заслуженого працівника вищої школи УРСР, доктора біологічних наук, професора добре відоме широкому загалу вчених та працівників як в галузі ветеринарної медицини, гуманної медицини, біології, зоології України, так і фахівцям країн Азії, Африки, Латинської Америки, Європи [27]. За довгі роки педагогічної діяльності ним підготовлено багато фахівців для цих країн. Для вчених відомий своїми науковими працями. У 25 років його стаття була видрукувана у самому престижному світовому журналі «Anatomischer Anzeiger» [28]. Він провів глибокі дослідження переднього відділу органів травлення риб, рептилій, ссавців. Матеріали досліджень видрукувані у журналі

Рудик С. К., Стегней М. М., Стегней Ж. Г.

«Gegenbaurs morphologischer jahrbuch»,
«Morphologischer jahrbuch».

Ні один вчений світу не мав стільки публікацій у цих журналах як професор Г. О. Гіммельрейх. В радянський період він не міг виїжджати за кордон, але його статті доходили в різні куточки планети. Статті були великими (30-40 сторінок) [29, 30, 31]. Після виходу чергової статті з усіх континентів надходили картки-прохання на відтиски статей.

Запити на статті були з: Німеччини (20), США (17), Японії (5), Чехії (6), Польщі (7), Південної-Африканського союзу (3), Нідерландів (2), Австралії, Австрії, Бельгії, Іспанії, Канади, Колумбії, Уругваю – по одній статті.

В іноземних журналах був видрукований матеріал в розмірі 17 друкованих аркушів. Це дозволило іноземним вченим детально ознайомитися з його науковими працями. Він увійшов до 20 відомих вчених світу за ХХ століття.

Статті також друкувалися в найбільш престижних журналах Радянського союзу [32, 33, 34].

Прикладом втілення в життя ідей Б. О. Домбровського є докторська дисертація Г. О. Гіммельрейха, яка стала взірцем для вітчизняних і зарубіжних морфологів [35].

Матеріалом для дослідження були тотальні препарати вісцеральної ділянки голови (ротова порожнина з органами, глотка і гортань) 78 тварин, які відносяться до 7 видів риб, 2 видів

рептилій і 31 виду ссавців. Крім того, вивчена черепна стінка головної кишки на 45 черепах цих видів рептилій і ссавців.

Дослідження проводилося шляхом функціонального аналізу структур. При цьому дотримувалися основні принципи:

а) структури організму вивчалися як функціональне ціле;

б) будова кожної структури розглядалася у світі її функціональної зумовленості;

в) при цьому враховувався спосіб життя організмів в певних умовах зовнішнього середовища;

г) особливості будови і функції розглядалися як історична категорія, яка виникла внаслідок взаємодії організму і змінних умов його існування.

Все це досягалось вивченням головної кишки (ротова порожнина з органами та глотка) шляхом ретельного препарування, встановлювався характер змін позицій стінок і просвіту порожнин головної кишки, які виникали при її роботі. Поряд вивчався механізм руху стінок за рахунок змін розміщення їх структурних компонентів, а також сил, що викликають ці зміни, тобто зміни дії окремих м'язів чи м'язових комплексів в напрямку дії групової функції м'язів.

Вивчалися фактори, які визначали специфіку функції головної кишки залежно від середовища

Рудик С. К., Стегней М. М., Стегней Ж. Г.

проживання і способу життя певної групи тварин.

Завершувалося дослідження співставленням будови і функції як окремих органів, так і головної кишки в цілому у різних групах хребетних, з метою виявлення напрямку і причин, які зумовлюють їх еволюцію.

Перший розділ роботи присвячувався вивченню вісцерального апарату риб як органу травлення. Співставляючи отримані дані про будову і механізм руху стінок вісцерального апарату у селяхій, осетроподібних і кісткових риб, дало можливість передбачити шлях інтенсифікації його функції і ускладнення будови:

інтенсифікація живлення і дихання у предків щелепових проходило шляхом перетворення вісцерального апарату до активного розширення. Це збільшило силу всмоктування води разом з утримуючою їжею. Активне розширення порожнини вісцерального апарату досягалося встановленням контакту соматичних м'язів з вісцеральним скелетом, тобто виникненням епі- і гіпобранхіальних м'язів.

Скорочення соматичних м'язів проходило лише при розширенні порожнини головної кишки, пов'язаних з ковтанням їжі. Вода поступає в спокійному диханні завдяки пасивному розширенню головної кишки, зумовленого еластичністю вісцеральних дуг. Ці

дуги під видом зміни функції через дію на них соматичних м'язів, змінюються і стають чотиричленні.

Покращення функції і будови вісцерального апарату від селяхій до кісткових риб збільшують можливості їх пристосування до вживання різної їжі і середовища з різним рівнем кисню.

Висока організація вісцерального апарату кісткових риб є важливим фактором їх біологічного прогресу. Про це свідчать численні і різноманітні форми кісткових риб, і їх пристосування до різних умов існування.

Другий розділ дисертації присвячений вивченню вісцеральної ділянки голови рептилій. Досліджувалися тотальні препарати вісцеральної ділянки голови сірого варана, китайського алігатора і скелет цієї ділянки голови на черепах сірого варана і міссісіпського алігатора.

Будова вісцеральної ділянки голови сучасних рептилій показує подальший розвиток їх особливостей, які виникли в процесі переходу до легеневого дихання і прийому їжі в умовах наземного існування.

Прогресивний розвиток щелепового апарату у рептилій проходив у двох напрямках у зв'язку з двома шляхами добування їжі.

Перший напрямок визначався пристосуванням до проковтування цілої жертви великих розмірів, при цьому збільшувалися черепні рухи і розвивався кінетичний череп.

Другий напрямок зумовлений пристосуванням до поділу жертви (її подрібнення) на шматочки перед ковтанням. Це позапорожнинна обробка їжі, що дозволяла ловити жертви великих розмірів. При ньому збільшується сила щелепового апарату і підсилюється його фіксація до мозкового черепа. Це особливо проявляється у сучасних крокодилів. У них з'явився акінетичний череп, коли верхні щелепи фіксуються до мозкового відділу черепа, а з'єднання їх з кістками піднебіння створює вторинне піднебіння. Створюється носова порожнина і носоглотковий хід. В рептилій ще немає поділу на ротову порожнину і глотку, є єдина ротоглотка. Зуби у рептилій несуть функцію лише для захоплення і утримання жертви, а подрібнення їжі в ротовій порожнині відсутнє.

Найбільшим є четвертий розділ, який присвячений вивченню глотки ссавців і він складає дві третини всієї дисертації. З даних дослідження викристалізувався висновок, що головна кишка ссавців чітко ділиться на щелеповий відділ (рот) і позащелеповий відділ (глотку). Це пов'язано з тим, що у ссавців розвивався сквамозо-дентальний щелеповий суглоб, що пов'язано виходом із складу щелепового апарату квадратно-суглобового суглоба разом з утвореними його примордіальними щелеповими кістками. Щелеповий апарат розвивався з щелепових і

передньощелепових дуг, які постійно зміцнювали силу. Розвиток вторинного піднебіння зумовлювався збільшенням ступеня вираженості вторинної верхньої щелепи.

Прогресивний розвиток щелепового апарату у хребетних – зумовлений збільшенням його функції в захопленні та обробці їжі. Головним в становленні сквамозо-дентального суглоба (між нижньою щелепою і висковою кісткою) є перехід від позапорожнинної обробки їжі до порожнинної.

Розподіл головної кишки на рот і глотку супроводжувався у ссавців розвитком специфічного м'язового апарату глотки, який працює незалежно від рухів нижньої щелепи, змінюючи положення стінок і просвіту порожнини глотки при проходженні через неї їжі. Цей апарат створений гіпобранхіальними м'язами і м'язами глоткових стінок, які є прогресивно-розвинутими і видозміненими бранхіальними м'язами. Функція м'язів покращується і зумовлює розвиток м'язів характерних для м'якого піднебіння ссавців.

Дисертант прийшов до висновку, що еволюція головної кишки хребетних проходить за пристосування до змін умов середовища проживання. Головним при цьому є підсилення та розширення її основних функцій – живлення і дихання.

Рудик С. К., Стегней М. М., Стегней Ж. Г.

В результаті широкого і ретельного морфо-функціонального дослідження глотки Г. О. Гіммельрейх створив нове уявлення про шляхи філогенетичного розвитку всієї передньої ділянки апарату травлення. Базуючись на власних даних, він запропонував відмінні від існуючого тлумачення межі глотки ссавців, її відділів, будову та функцію її м'язового апарату.

Матеріали досліджень Г. О. Гіммельрейх доповнив його учень, Заслужений працівник народної освіти



Рудик С. К. (1940)

України, доктор ветеринарних наук, професор Рудик Станіслав Костянтинович [36].

Докторська дисертація С. К. Рудика «Під'язиковий апарат ссавців у світі його будови і функції» присвячувалася дослідженням рептилій і ссавців, які відносилися до 77 видів і 12 загонів [37, 38].

Дослідження проводилися в плані функціональної морфології, що

погоджується з поглядом Б. О. Домбровського відносно принципу реціпроктності (зв'язок морфології і фізіології).

Відповідно цьому в процесі дослідження було встановлено не лише властиві різним видам особливості будови під'язикового апарату, але і виявлено історію його розвитку і причинну зумовленість. При цьому вивчалася середовище знаходження і спосіб життя тварин.

Крім звичайних анатомічних методів (препарування, проміри тощо), використовувалися методи з розділу супротиву матеріалів: розуміння моменту плоскої фігури відповідно до кісток ссавців, а також дослідження кісток на вигин.

В електроміографічних дослідженнях, які проводилися на м'язах під'язикового апарату, використовувався комплекс приладів Відділу еволюційної морфології Інституту зоології АН УРСР.

На основі проведених досліджень встановлено, що при наземному способі життя проходять значні зміни в щелепному апараті тварин. У них гіоїд і нижні відділи перших зябрових дуг перетворюються в під'язиковий апарат, який служить скелетною основою для язика і місцем фіксації для вісцеральних і гіпобранхіальних м'язів.

За основу взятий під'язиковий апарат рептилій, пращури яких дали птахів і ссавців. Прогресивний

Рудик С. К., Стегней М. М., Стегней Ж. Г.

розвиток щелепного апарату у рептилій зумовлений фіксацією його до мозкового черепа. Рухи щелеп у рептилій тісно пов'язані зі змінами позицій скелета під'язикового апарату і гортані. Це пов'язано з тим, що щелепами тварина не лише хватає і утримує здобич, але й активні рухи щелеп сприяють проковтуванню здобичі. Саме це і вплинуло на еволюцію щелепного апарату. Суттєві зміни проходять в гіпобранхіальній групі м'язів – проходить їх диференціація і змінюється характер фіксації. Тобто, при збільшенні рухливості скелета під'язикового апарату, в м'язах вісцерального походження ускладнюється не лише їх диференціація, але і переміщення точок фіксації. У супрагіоїдній групі м'язів також відбувається збільшення їх кількості і переміщення точок фіксації з першого зябрового рога на гіоїдний ріг, тобто з дистальних відділів на проксимальні.

Це в свою чергу сприяє покращенню рухливості рогів і особливо гіоїдного, тобто з'явився кінетичний тип черепа і їжа проковтується не розділеною.

Для інших (великих) представників властива функція подрібнення їжі на шматки і появляється більш міцний щелеповий апарат, який фіксується до мозкового відділу черепа. З'являється акінетичний тип черепа у крокодила і варана, який зумовлює подрібнення їжі на шматочки.

У рептилій найбільш мінливою частиною під'язикового скелета є гіоїдний ріг, який може слугувати показником більш вузької спеціалізації скелета під'язикового апарату. Рептиліям властивий значний розвиток передщелепних елементів верхньої і нижньої щелеп. Покривні і заміщуючі кістки фіксують верхню і нижню щелепи до мозкового відділу черепа. Нижні відділи вісцеральних дуг беруть участь в формуванні під'язикового скелета, складові елементи якого надзвичайно мінливі у різних представників рептилій.

Значні зміни спостерігаються в м'язах, і особливо, в групі гіпобранхіальних м'язів. Спостерігається не лише збільшення їх кількості, але і переміщення точок фіксації з першого зябрового рогу на гіоїдний ріг, чи з дистальних відділів на проксимальні. Це сприяє покращенню рухливості рогів і особливо гіоїдного. Вісцеральний відділ черепа у рептилій губить дихальний зябровий апарат і спеціалізується як орган травлення. Сама форма і розвиток під'язикового апарату відповідають характеру їжі і її добування. Не лише м'язи, але і скелет під'язикового апарату змінюються. Збільшуються розміри дистального і проксимального відділів гіоїдного і першого зябрового рогів, при цьому дистальний і проксимальний відділи з'єднуються рухливо за допомогою еластичної

Рудик С. К., Стегней М. М., Стегней Ж. Г.

мембрани. Обидва роги з'єднуються з тілом за допомогою суглобів, що сприяло більш складній диференціації супрагіоїдної групи м'язів.

Скелет під'язикового апарату ссавців складається із базигіюда, парного зябрового (тіреогіюда) та гіюдного рогів і включений в гіпобранхіальні м'язи. Супрагіюдний відділ цих м'язів надзвичайно складно поділяється, утворюючи м'язи языка, основним місцем фіксації їх є скелет під'язикового апарату. Скелет має також власні похідні гіюдної дуги м'язи, які розміщені між окремими його елементами і з'єднують його з оточуючими кістками. До скелета під'язикового апарату прикріплюються м'язи глотки і гортані.

Під'язикова кістка (старий термін) ссавців разом з діючими на неї м'язами гіюдної дуги і гіпабранхіальними м'язами уявляє собою морфо-функціональний комплекс, який доцільно визначати як під'язиковий апарат, а під'язикову кістку – відповідно скелет під'язикового апарату.

Скелет під'язикового апарату у ссавців відрізняється великим різноманіттям будови. Найбільш варіабельними є будова гіюдного рогу, що проявляється в більшості члеників, співвідношенні їх розмірів, характером фіксації до мозкового відділу черепа.

Виходячи із особливостей будови скелета під'язикового апарату, у ссавців слід розрізняти 6 морфо-функціональних типів скелета: примітивний, напівжорсткий, напівмобільний, мобільний, «м'язовий» і жорсткий.

Примітивний (рептелійний) тип скелета під'язикового апарату властивий сумчастим і характеризується тим, що гіюдний ріг складається з двох частин – кісткового кератогіюда і хрящуватої гілки. Ця форма є вихідною для всіх сучасних ссавців.

Напівжорсткому типу скелета під'язикового апарату властива значна рухливість в межах гіюдного рогу, в якому поряд з довгим стилегіюдом між окремими елементами є суглоби чи еластичний хрящ (комахоїдні, олені, порожнисторогі, китоподібні, мозолоногі).

Напівмобільному типу скелета під'язикового апарату властива висока рухливість з'єднань зябрового рога та між члениками гіюдного рога, що зумовлено суглобами і еластичними зв'язками (зайцеподібні, білкоподібні, тушканчики, ондатри, хоботні, свині).

Мобільний тип скелета під'язикового апарату характеризується надзвичайною рухливістю між всіма елементами скелета, що зумовлено їх величиною і суглобами (хижаки, ластоногі).

Рудик С. К., Стегней М. М., Стегней Ж. Г.

М'язовий тип скелета під'язикового апарату зумовлений прикріпленням скелета до черепа за допомогою м'язів. Таке рухливе з'єднання спостерігається у тих тварин, у яких добування їжі, її первинна обробка, а часто і подання до ротової порожнини проходить за допомогою грудних кінцівок (примати, піщанки, єгипетський тушканчик, мурчак, нутрії, пацюки, соні, хом'ячки).

Жорсткий тип скелета під'язикового апарату властивий тваринам, у яких рухи між окремими елементами скелета зведені до мінімуму з одночасним вкороченням епігіюда і видовженням стілогіюда. Останній має вигляд пластини, працюючої на вигин. Цей тип скелета властивий непарнокопитним, в раціоні яких переважає груба рослинна їжа, що ретельно обробляється в ротовій порожнині.

М'язи під'язикового апарату представлені у ссавців соматичними і вісцеральними: перші – гіпобранхіальні, другі – м'язи гюїдної і першої зябрової дуг. Гіпобранхіальні м'язи у ссавців, подібно до рептилій, добре розділені на супрагіюдну і інфрагіюдну групи. Ускладнення в будові м'язів супрагіюдної групи пов'язано з розвитком язика і проявляється більш чіткою диференціацією, ніж у рептилій.

Електроміографічні дослідження роботи м'язів засвідчують, що м'язи

під'язикового апарату працюють за принципом синергістів і антагоністів. В останньому випадку обидві анатомічні групи знаходяться в стані збудження, але одна з них працює в режимі устапаючої дії.

Основна роль в рухах скелета під'язикового апарату належить підборідно-під'язиковому м'язу, який виконує функцію заводного механізму при дії на дистальний відділ скелета під'язикового апарату.

Наслідки біохімічного дослідження скелета під'язикового апарату свідчать, що існує тісна кореляція між вмістом мінеральних речовин і міцністю стіогюїда, що важливо для функціонування скелета. Слід зазначити, що цей скелет під'язикового апарату ссавців, елементи якого мають всередині кісткову порожнину, історично появився раніше, ніж кінцівки. Це зумовлено тим, що під'язиковий апарат існував для захоплення їжі, її обробки в ротовій порожнині, коли кінцівок не було.

Те, що скелет під'язикового апарату має трубчасту будову подібно кісткам кінцівок, показує, що принцип оптимальності в біології має місце на ранніх етапах розвитку тваринного світу.

Матеріали досліджень С. К. Рудика друкувалися в найбільш престижних журналах та доповідалися на міжнародних форумах [39,40, 41, 42, 43, 44].

Рудик С. К., Стегней М. М., Стегней Ж. Г.

Професора С. К. Рудика обрано до Всесвітньої асоціації ветеринарних анатомів (W. A. V. A., 1989) та Європейської асоціації ветеринарних анатомів (E. A. V. A., 1996). Ним підготовлено дев'ять докторів наук (В. Т. Хомич, О. Г. Березкін, М. М. Ільєнко, С. А. Ткачук, В. Ф. Мороз, Х. Т. Кушхов, В. К. Костюк, Т. Ф. Кот, О. П. Мельник) та 22 особи пройшли аспірантуру. Кожен з докторів мав свій науковий напрямок, а відповідно і аспірантів.

Так, Заслужений працівник ветеринарної медицини України, доктор ветеринарних наук, професор В. Т. Хомич працював над темою «Онтогенез лімфатичних судин та

органів гемо- і лімфообігу ссавців і птахів» [45].

Відповідно було захищено чотири докторські дисертації (О. М. Клименко, М. М. Куш, Н. В. Дишлюк, Т. А. Мазуркевич) та 12 кандидатських дисертацій [46].

Отже, представниками Київської школи порівняльних анатомів, впродовж 99 років велася наукова тематика, в основі якої знаходилася запропонована Б. О. Домбровським інтегральна анатомія та принципи реципрокності та біоморфологія. Наслідки досліджень науковцями Школи донесені до наукової спільноти світу [47,48, 49, 50, 51].

Список використаних джерел

1. Бронислав Александрович Домбровский. Алма-Ата. 1985. 55 с.

2. Рудик Станіслав, Стегней Микола. Б. О. Домбровський – засновник Київської школи ветеринарних морфологів. Київ. 2021. 151 с.

3. Dombrowski B. Zur Biomorphologie der Elefanten. Zeischr. Anat. Entw.-gesch., 1926. Bd. 78. №3/4. S. 332-338.

4. Dombrowski B. Ein Versuch der Analyse einiger Korrelation. Zeischr. Anat. Entw.-gesch., 1926. Bd. 69. №3/6. S. 762-780.

5. Dombrowski B. Zur Morphologie und Dynamik der Atmungsmuskulatur der Saugetiere. Zeischr. Anat. Entw.-gesch., 1926. Bd. 84. №5/6. S.787-794.

6. Dombrowski B. Zur biomorphologie der Seugetiere. Zeischr. Anat. Entw.-gesch., 1929. Bd. 89. №1/2. S. 156-170.

7. Домбровський Б. До біоморфології слонів. Зап. Київ. Вет.-зоотехн. ін-ту. 1925. Т. 3. С. 100-107.

8. Домбровский Б. А. Этапы в развитии морфологической мысли. Алма-Ата. 1933. 173 с.

9. Домбровский Б. А. О реципрокности как принципе функциональных и трофических изменений в организме животного. Тр. Алма-Ат. Зоовет. ин-та. 1955. Т. 8. С. 318-330.

10. Домбровский Б. А. Основные начала синтетической зоологии. Алма-Ата. 1968. 82 с.

11. Домбровский Б. А. Сравнительная морфология животных. Синтетическая зоология. Алма-Ата. 1982. 307 с.

12. Рудик Станіслав. Володимир Григорович Касьяненко. Київ. 2011. 146 с.

13. Kassianenko W. Zur Vergleichenden Anatomie der Mm. intercartilaginei bei den Saugetieren a Zeitschr. Anat. Entw.-gesch., 1928. Bd. 85. №1/28. S. 166-177.

14. Kassianenko W. Costo-abdominale Portionen des M. obliquus abdominis interni bei Otaria stelleri und Canis familiaris. Anat. Anz., 1928. Bd. 66. № 11/13. S. 210-218.

15. Kassianenko W. Zur Morphologie des M. trapezius beim Otaria stelleri. Anat. Anz., 1928. Bd. 66. № 11/13. S. 218-221.

16. Kassianenko W. Vergleichend-anatomische untersuchung der Beatter der

Рудик С. К., Стегней М. М., Стегней Ж. Г.

Rectusschide bei einigen Säugetiere. Zeitschr. Anat. Entw.-gesch, 1929. Bd. 89. №1/2. S. 171-186.

17. Касьяненко В. Г. Чубарь В. К. Анатомо-хирургическое исследование области холки лошади. Свердловск. 1944. 237 с.

18. Касьяненко В. Г. Успадкування набутих ознак-змін розвитку організмів. Вісник АН УРСР. 1951. №10. С. 97-113.

19. Касьяненко В. Г. Попытка синтеза некоторых внутрисуставных корреляций не примере суставов конечностей парнокопытных. Доклады АН СРСР. 1953. Т.82. №5. С. 60-75.

20. Касьяненко В. Г. Функциональный анализ стопы парнокопытных. Труды Института зоологии АН СРСР. 1953. Т. IX. С. 5-15.

21. Касьяненко В. Г. Частная физиология органов движения млекопитающих как одна из актуальных проблем сравнительной морфологии. Зоологический журнал. 1953. Т. XXXII. Вып. 4. С. 637-649.

22. Касьяненко В. Г. Закономерности приспособительных преобразований суставов конечности млекопитающих. Зоологический журнал. 1956. Т. XXXV. № 3. С. 237-249.

23. Касьяненко В. Г. Некоторые соображения о содержании и задачах функциональной морфологии. Зоологический журнал. 1957. Т. XXXV. № 1. С. 3-17.

24. Kassianenko W. Einije Gedanken zum Inhalt der funktionellen Morfologie. Berlin. Nat. Wissensch. Beitrage. 1957. № 9. P 50-59.

25. Манзій С. Ф., Мороз В. Ф. Морфофункціональний аналіз грудних кінцівок ссавців. Київ. 1980. 178 с.

26. Мажуга П. М., Батюк І. Ф. Остеогенез і імунологічні основи його регуляції. Київ. 1967. 193 с.

27. Рудик Станіслав. Професор Герман Гіммельрейх. Київ. 2020. 148 с.

28. Himmelreich H.A. Zur Anatomie der Schlundwandmuskeln des Pferdes. Anat.-Anz. 1935. Bd. 81. 4/6. S. 105-114.

29. Himmelreich H.A. M. tensor veli palatini der Säugetiere unter Berücksichtigung sciens Aufbaus, seiner function und seiner Entstehungsgeschichte. Anat.-Anz. 1964. Bd. 115. №1. S. 1-31.

30. Himmelreich H.A. M. levator veli palatini des Säugetiers. Gegenbauers morhp. jahrb. 1971. Bd. 116. № 3. S. 377-408.

31. Himmelreich H.A. M. palatopharyngeus der Säugetiere. Gegenbauers morhp. jahrb. 1973. Bd. 119. № 5. S. 172-212.

32. Гиммельрейх Г. А. Шилоглоточный мускул (m. stylopharyngeus) млекопитающих. Зоологический журнал. 1959. Е. 38. С. 596-609.

33. Гиммельрейх Г. А. М. Syndesmopharyngeus в свете эволюции бранхиальной мускулатуры млекопитающих. Архив анат., гистол. и эмбриол. 1962. Т. 43. вып. 11. С. 76-82.

34. Гиммельрейх Г. А. Влияние функции питания на формирование головной кишки позвоночных. Вестник зоологии. 1968. №2. С. 2-15.

35. Гиммельрейх Г. А. Глотка млекопитающих в историческом и функциональном освещении. (Автореферат). Киев. 1960. 37 с.

36. Рудик Станіслав. Життя у ветеринарній медицині. Київ. 2019. 292 с.

37. Рудик Станіслав. Подъязычный аппарат млекопитающих в свете его строения и функции. Київ. 2007. 320 с.

38. Рудик С. К., Рудик К. С. Під'язиковий апарат копитних. Київ. 2006. 136 с.

39. Рудик С. К. Влияние активности дыхания на величину входа в носовую полость у жвачных парнокопытных. Вестник зоологии. 1972. №4. С. 82-85.

40. Рудик С. К. Функциональная обусловленность строения верхнечелюстных костей у жвачных парнокопытных семейства Cervidae и Bovidae. Зоологический журнал. 1973. Т.50. Вып. 3. С. 729-735.

41. Rudik S.K. Wang of study of the Mammalian hyoid apparatus. Annales de la societe Royale Zoologique de Belgiguge. 1989. Vol. 119. sup. 1 P 27-25.

Рудик С. К., Стегней М. М., Стегней Ж. Г.

42. Рудик С. К., Мороз В. Ф. Изучение биоэлектрической активности мышц подъязычного аппарата у *Capra hircus* L. Доклады АН УССР. 1984. сер. Б. №7. С. 73-76.

43. Рудик С. К., Клыков В. И. Влияние биомеханики скелета подъязычного аппарата на механические свойства его частей. Доклады АН УССР. 1984. сер. Б. № 8. С. 75-77.

44. Рудик С. К. Биоэлектрическая активность мышц подъязычного аппарата у собаки. Доклады Всесоюзной академии сельскохозяйственных наук. 1986. №6. С. 35-37.

45. Хомич В. Т. Онтогенез миндалин, лимфатического русла глотки и миндалин домашнего быка. Автореферат докторской диссертации. Киев. 1992. 37 с.

46. Хомич В. Т. та інші. Морфологія спинного мозку та спинномозкових вузлів хребетних тварин. Львів. 2013. 296 с.

47. Рудик С. К. Київська школа ветеринарних морфологів. Київ. 1998. 72 с.

48. Рудик Станіслав. Моя Alma mater. Київ. 2010. 336 с.

49. Рудик Станіслав. Завжди перші. Київ. 2021. 229 с.

50. Рудик Станіслав. Гордість української ветеринарії. Київ. 2015. 120 с.

51. Рудик Станіслав. 100-річчя в ланцюжку тисячолітньої ветеринарної освіти у м. Києві. Київ. 2020. 352 с.

References

1. Bronislav Oleksandrovych Dombrows'kyi. (1985) – Alma-Ata.

2. Rudyk Stanislav, Stehney Mykola. (2021) B. O. Dombrovskyi is the founder of the Kyiv School of Veterinary Morphologists. Kyiv.

3. Dombrowski B. (1926). Zur Biomorphologie der Elefanten. *Zeitschr. Anat. Entw.-gesch.*, 78 (3/4), 332-338.

4. Dombrowski B. (1926). Ein Versuch der Analyse einiger Korrelation. *Zeitschr. Anat. Entw.-gesch.*, 69 (3/6), 762-780.

5. Dombrowski B. (1926). Zur Morphologie ta Dynamik der Atmungsmuskulatur der Säugetiere. *Zeitschr. Anat. Entw.-gesch.*, 84(5/6), 787-794.

6. Dombrowski B. (1929). Zur biomorphologie der Säugetiere. *Zeitschr. Anat. Entw.-gesch.*, 89(1/2), 156-170.

7. Dombrows'kyi B. (1925), To the biomorphology of elephants. *App. Kyiv. Vet.-zootexn. Institute*, 3, 100-107.

8. Dombrows'kyi B. A. (1933). Stages in the development of morphological thought, Alma-Ata.

9. Dombrows'kyi B. A. (1955). On reciprocity as a principle of functional and trophic changes in the animal organism. *Tr. Alma-At. Zoovet. in-ta*, 8, 318-330.

10. Dombrows'kyi B. A. (1968). Basic principles of synthetic zoology. Alma-Ata.

11. Dombrovskiy B. A. (1982). Comparative morphology of animals. Synthetic zoology. Alma-Ata.

12. Rudik Stanislav. (2011). Volodimir Grigorovich Kas'yanenko. Kyiv.

13. Kassianenko W. (1928). Zur Vergleichenden Anatomie der Mm. intercartilaginei bei den Säugetieren a *Zeitschr. Anat. Entw.-gesch.*, 85(№1/28), 166-177.

14. Kassianenko W. (1928). Costo-abdominale Portionen des M. obliquus abdominis interni bei Otaria stelleri und Canis familiaris. *Anat. Anz.* 66(11/13), 210-218.

15. Kassianenko W. (1928). Zur Morphologie des M. trapezius beim Otaria stelleri. *Anat. Anz.*, 66(11/13), 218-221.

16. Kassianenko W. (1929), Vergleichend-anatomische untersuchung der Beatter der Rectusschide bei einigen Säugetiere. *Zeitschr. Anat. Entw.-gesch.*, 89 (1/2), 171-186.

17. Kas'yanenko V. G. Chubar' V. K. (1944). Anatomical and surgical study of the horse's withers. Sverdlovsk.

18. Kas'yanenko V. G. (1951). Inheritance of acquired signs-changes in the development of organisms. Bulletin of the Academy of Sciences of the Ukrainian SSR, 10, 97-113.

19. Kas'yanenko V. G. (1953). An attempt to synthesize some intra-articular correlations is not the example of artiodactyl limb joints. Reports of the Academy of Sciences of the SRSR, 82(5), 60-75.

20. Kas'yanenko V. G. (1953). Functional analysis of the foot of artiodactyls. Proceedings of the Institute of Zoology of the Academy of Sciences of the SRSR. IX, 5-15.

Рудик С. К., Стегней М. М., Стегней Ж. Г.

21. Kas'yanenko V. G. (1953). Particular physiology of the organs of movement of mammals as one of the urgent problems of comparative morphology. *Zoological journal* Vol. XXXI(4), 637-649.
22. Kas'yanenko V. G. (1956). Patterns of adaptive transformations of limb joints in mammals. *Zoological journal*, – Vol. XXXV(3), 237-249.
23. Kas'yanenko V. G. (1957). Some considerations on the content and tasks of functional morphology. *Zoological journal*, Vol. 1, 3-17.
24. Kassianenko W. (1957) Einije Gedanken zum Inhalt der funktionellen Morphologie. Berlin. Nat. Wissensch. Beitrage. 9, 50-59.
25. Manziy S. F., Moroz V. F. (1980). Morphofunctional analysis of the thoracic limbs of mammals. Kyiv.
26. Mazhuga P. M., Batyuk I. F. (1967). Osteogenesis and immunological bases of its regulation. Kyiv.
27. Rudik Stanislav. (2020). Profesor German Gimmel'reykh. Kyiv.
28. Himmelreich H.A. (1935). Zur Anatomie der Schlundwandmuskeln des Pferdes. *Anat.-Anz.* 81(4/6), 105-114.
29. Himmelreich H.A. (1964). M. tensor veli palatini der Saugetiere unter Berücksichtigung seines Aufbaus, seiner function und seiner Entstehungsgeschichte. *Anat.-Anz.* 115(1), 1-31.
30. Himmelreich H.A. (1971). M. levator veli palatini des Saugetiers. *Gegenbauers morph. Jahrb.* 116(3), 377-408.
31. Himmelreich H.A. (1973). M. palatopharyngeus der Saugetiere. *Gegenbauers morph. Jahrb.* 119(5), 172-212.
32. Gimmel'reykh G. A. (1959). Stylopharyngeal muscle (m. stylopharyngeus) of mammals. *Zoological journal*, 38, 596-609.
33. Gimmel'reykh G. A. (1962). M. Syndesmopharyngeus in light of the evolution of mammalian branchial musculature. *Archive anat., gistol. and embryol.* 43(11), 76-82.
34. Gimmel'reykh G. A. (1968). Influence of nutrition function on the formation of the head intestine of vertebrates. *Bulletin of Zoology*, 2, 2-15.
35. Gimmel'reykh G. A. (1960). The pharynx of mammals in historical and functional illumination. (Abstract).
36. Rudik Stanislav. (2019). Life in veterinary medicine. Kyiv.
37. Rudik Stanislav. (2007). The Hyoid apparatus of mammals in the light of its structure and function. Kyiv.
38. Rudik S. K., Rudik K. S. (2006). Hyoid apparatus of ungulates. Kyiv.
39. Rudik S. K. (1972). Influence of respiratory activity on the size of the entrance to the nasal cavity in ruminant artiodactyls. *Bulletin of Zoology*, 4, 82-85.
40. Rudik S.K. (1973). Functional conditioning of the structure of the maxillary bones in ruminant artiodactyls of the family Cervidae and Bovidae. *Zoological journal*, Vol 50(3), 729-735.
41. Rudik S.K. (1989). Wang of study of the Mammalian hyoid apparatus. *Annales de la societe Royale Zoologique de Belgiguge*, Vol. 119(1), 27-25.
42. Rudik S. K., Moroz V. F. (1984). Study of the bioelectrical activity of the muscles of the hyoid apparatus in *Capra hircus* L. *Reports of the Academy of Sciences of the Ukrainian SSR*, 7(B), 73-76.
43. Rudik S. K., Klykov V. I. (1984). Influence of the biomechanics of the skeleton of the hyoid apparatus on the mechanical properties of its parts. *Reports of the Academy of Sciences of the Ukrainian SSR*. 8(B). – S. 75-77.
44. Rudik S. K. (1986). Bioelectrical activity of the muscles of the hyoid apparatus in a dog. *Reports of the All-Union Academy of Agricultural Sciences*, 6, 35-37.
45. Khomich V. T. (1992). Ontogeny of the tonsils, the lymphatic bed of the pharynx and the tonsils of the domestic bull. *Abstract of a doctoral dissertation*. Kyiv.
46. Khomich V. T. (2013). and other. Morphology of the spinal cord and spinal nodes of vertebrate animals. Lviv.
47. Rudik S. K. (1998). Kyiv School of Veterinary Morphologists. Kyiv.
48. Rudik Stanislav. (2010). My Alma mater. Kyiv.
49. Rudik Stanislav. (2021). Always the first. Kyiv.

THE KYIV SCHOOL OF COMPARATIVE MORPHOLOGISTS**S. K. Rudyk, M. M. Stehnei, Zh. G. Stehnei**

Abstract. *The article presents information on the scientific activity of individual representatives of Kyiv School of Comparative Morphologists of Ukraine founded by B.O. Dombrovskiy in 1924. Dombrovskiy B.O. together with his students worked on the study of biomorphology issues, that is, the synthesis of ecology and morphology of a single species, which occupies its ecological niche outside of which it cannot exist. Principles of B.O. Dombrovskiy in his scientific research was followed by his student V.G. Kasyanenko, who, along with this, initiated a new scientific direction of research comparative anatomical and functional analysis of the locomotor apparatus. While working as the head of the Department of Evolutionary Morphology of the Zoology Institute the Academy of Sciences of the Ukrainian SSR, he was engaged in the study of biomechanics, that is he studied the structural and biomechanical analysis of the locomotor apparatus of quadrupeds.*

He was especially noted for his scientific activity the representative of the Kyiv School of Comparative Morphologists Professor G. O. Himmelreich, who conducted a wide and detailed morpho-functional study of the pharynx. This gave him the opportunity to create a new idea about the ways of phylogenetic development of the entire main intestine of the digestive apparatus. The study of the hyoid apparatus was conducted by professor S. K. Rudyk, who not only studied its specific features of the structure, but also clarified the history of its development and causal conditioning.

Key words. *The Kyiv School of Comparative Morphologists, department of anatomy, Biomechanical studies, Hyoid apparatus of mammals*