

НАЦИОНАЛЬНАЯ АКАДЕМИЯ НАУК УКРАИНЫ
НАЦИОНАЛЬНЫЙ НАУЧНО-ПРИРОДОВЕДЧЕСКИЙ МУЗЕЙ

Перевод с украинского



ИВАНОВ Дмитрий Вадимович

УДК 599.742.1:[591.471.4+575.86]

**СЛУХОВОЙ ПУЗЫРЬ ПСОВЫХ (CARNIVORA, CANIDAE):
ОНТОГЕНЕЗ, СРАВНИТЕЛЬНАЯ МОРФОЛОГИЯ
И ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКОЕ ЗНАЧЕНИЕ**

03.00.08 – зоология

АВТОРЕФЕРАТ
диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Киев – 2010

Диссертацией является рукопись

Работа выполнена в отделе палеозоологии позвоночных и палеонтологический музей им. академика В. А. Топачевского Национального научно-природоведческого музея НАН Украины

Научные руководители:

академик НАН Украины

Топачевский Вадим Александрович

кандидат биологических наук, старший научный сотрудник

Семенов Юрий Алексеевич

Национальный научно-природоведческий музей НАН Украины,

с.н.с. отдела палеозоологии позвоночных и палеонтологический музей

Официальные оппоненты:

доктор биологических наук, профессор

Ковтун Михаил Фотиевич

Институт зоологии им. И. И. Шмальгаузена НАН Украины,

заведующий отделом эволюционной морфологии позвоночных

доктор биологических наук, профессор

Ильенко Николай Никитич

Открытый международный университет развития человека "Украина",

профессор кафедры социальной работы Института социальных технологий

Защита состоится 11 января 2011 г. в 10 часов на заседании специализированного ученого совета Д26.153.01 Института зоологии им. И. И. Шмальгаузена НАН Украины по адресу 01601, Киев, ул. Богдана Хмельницкого, 15.

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Института зоологии им. И. И. Шмальгаузена НАН Украины (01601, Киев, ул. Богдана Хмельницкого, 15).

Автореферат разослан 9 декабря 2010 г.

Ученый секретарь
специализированного ученого совета Д26.153.01
кандидат биологических наук



О. И. Лисицына

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность темы. В основе систематики таксонов млекопитающих высокого ранга лежит морфология слухового пузыря — парного полого образования в основании черепа, окружающего полость среднего уха. Во многих отрядах, включая Carnivora, слуховой пузырь формируется с участием так называемых энтотимпанальных костей, которые являются эволюционным новообразованием, не встречающимся за пределами Eutheria (Moore, 1981; Ромер, Парсонс, 1992; Novacek, 1993). Костный состав энтотимпанальной части, как и его связь с дефинитивной морфологией слухового пузыря, остаются недостаточно исследованными, несмотря на всеобщее признание важности этих вопросов для выяснения эволюционных связей между крупными клладами (Novacek, 1977; MacPhee, 1979; Presley, 1993a; Wible, 2010).

В качестве основного диагностического признака и синапоморфии семейства Canidae (=инфраотряд Canoidea) традиционно используется наличие неполной перегородки слухового пузыря — костной пластинки, частично разделяющей его полость (Hunt, 1974a, 1987; Flynn et al., 1988; Hunt, Tedford, 1993; Wang, Tedford, 1994; Wang et al., 2008). Однако вопрос о ее гомологии с перегородками, имеющимися в других инфраотрядах Carnivora (Arctoidea и Aeluroidea), до сих пор остается открытым. Современные представления как о костном составе слухового пузыря псовых, так и о строении его перегородки, основаны на противоречивых допущениях, сделанных еще в конце XIX – середине XX вв., и носят конвенциональный характер. Для обоснованного использования интрабуллярных структур в современной филогенетике Carnivora необходимо решение вопроса об их гомологии, требующего исследования развития слухового пузыря в онтогенезе, а именно окостенения его энтотимпанальной части и процесса формирования его перегородок.

Несмотря на значительный прогресс, достигнутый в последние годы в сравнительной морфологии, палеонтологии и молекулярной систематике Canidae (Wang, 1994; Tedford et al., 1995, 2009; Wayne et al., 1997, Wang et al., 1999, 2004, 2008; Lindblad-Toh et al., 2005; Lyras, 2009; Perini et al., 2010; Prevosti, 2010), филогенетические связи в пределах семейства остаются не вполне ясными. Необходимо привлечение дополнительных признаков, прежде всего таких, которые могут быть прослежены как у современных, так и у вымерших таксонов. С этой точки зрения, чрезвычайно актуально широкое сравнительно-анатомическое исследование дефинитивной внутренней морфологии слухового пузыря современных псовых (Caninae) и ее сопоставление с имеющимися данными по Hesperocyoninae — древнейшему подсемейству псовых (Wang, Tedford, 1994).

Связь работы с научными программами, планами, темами. Работа тематически связана с исследованиями, проводимыми в отделе палеозоологии позвоночных и палеонтологический музей ННПМ НАНУ, а именно с плановыми научными темами "Морфосистематический анализ млекопитающих валлезия Украины" (№ госрегистрации 0100U000206), "Систематика, эволюция и экологические особенности наиболее важных представителей наземных териофаун позднего миоцена — плейстоцена Украины" (№ госрегистрации 0105U003266) и "Изучение систематического и количественного состава наземных млекопитающих позднего миоцена и плиоцена Украины и создание их систематических коллекций" (№ госрегистрации 0110U001346).

Цель и задачи исследования. Цель работы — решить вопрос о гомологии элементов слухового пузыря псовых с таковыми других Carnivora и выяснить перспективность использования морфологии слухового пузыря в систематике Canidae.

Для достижения этой цели поставлены следующие задачи:

1) Выяснить, как происходит окостенение слухового пузыря псовых и сравнить полученные данные с имеющимися сведениями по онтогенезу Aeluroidea и Arctoidea.

2) Установить, как происходит формирование перегородки слухового пузыря псовых, связано ли оно с характером окостенения слухового пузыря, и как этот процесс соотносится с таковым в других группах Carnivora.

3) Выяснить морфологическое разнообразие перегородки слухового пузыря в подсемействе настоящих псовых, сравнить его с данными по вымершим группам псовых.

4) Проанализировать возможность использования морфологии слухового пузыря псовых для диагностики таксонов и уточнения их филогенетических связей.

Объект исследования — слуховой пузырь (*bulla auditiva*) представителей семейства псовых (Mammalia: Carnivora: Caniformia: Cynoidea: Canidae).

Предмет исследования — развитие слухового пузыря псовых в онтогенезе и филогенезе, использование его морфологии для выяснения эволюционных связей Canidae с другими таксонами Carnivora высокого ранга и в пределах указанного семейства.

Методы исследования. Сравнительно-морфологическое исследование сухих черепов особей разного возраста. Вскрытие слуховых пузырей с вентральной стороны для изучения их внутренней морфологии. Регистрация и сравнение неметрических морфологических признаков: макроскопически, с помощью бинокулярного стереомикроскопа и с использованием стереоскопической макрофотографии. Сопоставление полученных результатов с литературными данными по сравнительной морфологии, онтогенезу, палеонтологии и филогенетике отряда Carnivora.

Научная новизна полученных результатов. В слуховом пузыре псовых обнаружены ранее неизвестные "вентральноэнтотимпанальное" окостенение и одноименный синус. Показано, что эти элементы не имеют гомологов за пределами инфраотряда Cynoidea и являются аутапоморфиями для данного таксона. Продемонстрирована роль вентральноэнтотимпанального синуса в формировании перегородки слухового пузыря, и определен костный состав последней. Установлено, что перегородки у Carnivora возникают не путем роста краев костей внутрь полости слухового пузыря, как считалось ранее, а представляют собой нерезорбировавшиеся участки исходной стенки пузыря на границах между независимо растущими его зонами, топография которых связана с костным составом энтотимпанальной части пузыря. Впервые детально описано и проиллюстрировано внутреннее строение слухового пузыря 28 современных видов псовых. Предложены новые признаки для таксономической диагностики Caninae на уровнях от подвида до трибы и полярность состояний этих признаков для филогенетического анализа. Найдена первая остеологическая синапоморфия для клады *Chrysocyon*+*Speothos*, недавно выявленной при анализе ДНК. Впервые описана морфология слухового пузыря у ранних представителей подсемейства Caninae (олигоценового *Leptocyon gregorii*) и трибы Canini (плиоцено-

вого "*Eucyon*" *odessanus*). Получены данные в пользу возможного повышения таксономического ранга *Cuon alpinus hesperius*. Обнаружено существование ранее неизвестных подразделений в пределах родов *Vulpes* и *Pseudalopex*, а также соответствие морфологии слухового пузыря *Nyctereutes* таковой Canini, а не Vulpini. Установлено участие гетерохроний в эволюции перегородки слухового пузыря у представителей трибы Canini.

Научное значение работы. Решен вопрос о происхождении слуховой перегородки у псовых, и показана ее негомологичность перегородкам в других таксонах Carnivora высокого ранга. В составе слухового пузыря псовых открыто ранее неизвестное автономное "вентральноэнтотимпанальное" окостенение, появляющееся у псовых в дополнение к общему для подотряда Caniformia комплексу первой и второй каудальноэнтотимпанальных костей.

В зоне вентральноэнтотимпанальной кости установлено формирование одноименного синуса, который распространяется в костях, окружающих вентральноэнтотимпанальную кость. В результате экспансии данного синуса, часть стенки слухового пузыря оказывается внутри его полости, становясь перегородкой. Наличие вентральноэнтотимпанальной кости, вентральноэнтотимпанального синуса и сложной четырехкомпонентной перегородки слухового пузыря являются остеологическими аутапоморфиями, обосновывающими монофилию псовых в составе Caniformia. Остальные инфраотряды хищных млекопитающих характеризуются развитием других, негомологичных, синусов в гипотимпанальной области ("каудальноэнтотимпанального" у Aeluroidea и "трансбуллярных" у Arctoidea), также связанных с характером окостенения энтотимпанальной части пузыря. Формирующиеся на границах этих синусов перегородки негомологичны друг другу и таковой Synoidea. Показана перспективность использования морфологии слухового пузыря (прежде всего, формы и расположения его перегородки, а также степени развития вентральноэнтотимпанального синуса) в таксономической диагностике и филогенетике Caninae.

Захождение антеровентральной перегородки под барабанный гребень оказывается второй (после ранее установленного наличия фронтального синуса) остеологической синапоморфией трибы Canini. Подковообразное и кольцеобразное состояния перегородки возникли параллельно в подтрибах Cerdocyoina и Canina. Состояния признаков перегородки в пределах Canini представляют собой серию пedomорфозов, что свидетельствует о значительной роли онтогенетических ограничений в эволюции слухового пузыря настоящих псовых.

Практическое значение полученных результатов. Опубликованные результаты исследования использованы:

1) в ревизиях и аналитических обзорах эволюции Carnivora (Сотникова, 2004; Gaubert et al., 2005; Flynn, Wesley-Hunt, 2005; Wesley-Hunt, Flynn, 2005; Wesley-Hunt, Werdelin, 2005; Owen, 2006; Sotnikova, 2006; Spassov, Rook, 2006; Барышников, 2007; Prevosti, Rincón, 2007; Сотникова, 2008; De Bonis et al., 2009; Sotnikova, 2008; Lyras, 2009; Prevosti et al., 2009; Slater et al., 2009; Prevosti, 2010; Sotnikova, Rook, 2010);

2) в определителе "Млекопитающие фауны России и сопредельных территорий: Хищные и ластоногие" (Аристов, Барышников, 2001);

3) в университетском учебнике "Mammalogy: Adaptation, Diversity, Ecology" (Feldhamer et al., 2007).

Личный вклад соискателя. Исследование полностью выполнено самостоятельно.

Апробация результатов диссертации. Результаты исследования были представлены на Всероссийском симпозиуме "Загадочные организмы в эволюции и филогении" (Палеонтологический институт РАН, Москва, 21–22 ноября 1996 г.), семинаре по эволюции хищных млекопитающих (Институт палеобиологии ПАН, Варшава, декабрь 1996 г.), заседании Отдела палеозоологии позвоночных и палеонтологический музей Национального научно-природоведческого музея НАНУ (Киев, 18 апреля 2000 г.), международной конференции "Биология и охрана псовых" (Оксфордский университет, Оксфорд, 17–21 сентября, 2001 г.), конференции к 10-летию Украинского териологического общества (Институт зоологии им. И. И. Шмальгаузена НАНУ, Киев, 24 апреля 2002 г.). Работа апробирована на расширенном заседании отдела палеозоологии позвоночных и палеонтологический музей Национального научно-природоведческого музея НАНУ (протокол № 24 от 10 июня 2010 г.).

Публикации. Результаты диссертационного исследования опубликованы в пяти работах общим объемом 4,8 усл. печ. л.: трех статьях в международных профильных журналах с импакт-факторами 0,987, 1,159 и 2,844 и двух тезисах конференций.

Структура и объем диссертации. Диссертация изложена на 239 страницах, из которых 148 — основной текст, включающий "Введение", "Обзор литературы", раздел "Материалы и методы исследования" (четыре подраздела), два раздела результатов исследований (пять подразделов), раздел "Анализ и обобщение данных" (три подраздела) и "Выводы". Список использованной литературы состоит из 347 источников, из которых 41 — кириллицей, 306 — латиницей. Работа включает три таблицы, 68 рисунков (22 схемы и 81 фотографию, в том числе 39 стереоскопических пар) и два приложения.

Благодарности. Я признателен моим научным руководителям В. А. Топачевскому и Ю. А. Семенову за постоянную поддержку, обсуждения и ценные советы; Г. Ф. Барышникову, О. П. Мельнику, А. Надаховскому, Х. Л. Немешкалю, И. Я. Павлинову, Е. М. Писанцу, Н. Г. Подоплеловой, Ж. В. Розора, М. В. Сотниковой, Б. Херциг, Э. Шума и многим другим — за предоставление материалов и разрешение препарировать отдельные экземпляры; Ш. Вангу, М. Вольсану, Д. Крушке, П. Д. Полли, Д. В. Ялдену и трем анонимным рецензентам — за конструктивные комментарии при публикации результатов исследования. Выражаю признательность А. М. Волоху и С. Н. Жиле за важные для данной работы ювенильные экземпляры лисицы и волка, а также А. Дондасу, Г. Лирасу и Ф. Х. Превости за фотографии дополнительных образцов (не включенных в Список исследованного материала) редких видов. Я благодарен Министерству образования, науки и культуры Австрии за конкурсную стипендию им. Эрнста Маха, позволившую исследовать остеологические коллекции Вены; Д. Нагель, Б. Херциг и другие австрийским коллеги оказывали мне всестороннюю помощь во время стажировки.

ОСНОВНОЕ СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

Раздел 1. Обзор литературы

Различия в морфологии слухового пузыря у разных представителей отряда Carnivora были обнаружены в первой половине XIX века (Hagenbach, 1835; Nyrtl, 1845) и вскоре стали использоваться в зоологической систематике (Turner, 1848; Flower, 1869; Winge, 1895). Классическая классификация хищных млекопитающих, предложенная В. Флауэром (Flower, 1869), была основана на допущении гомологичности перегородок слухового пузыря в разных группах и учитывала лишь степень, в какой перегородки разделяют его полость: перегородка полная у кошкообразных (Aeluroidea), неполная — у псовообразных (Cynoidea), и почти или совершенно отсутствует у медведеобразных (Arctoidea). Эти три группы Carnivora в ранге инфраотрядов признаются и в настоящее время, а перечисленные особенности морфологии продолжают использоваться в качестве основных диагностических признаков соответствующих таксонов.

Впоследствии, с накоплением дополнительных сведений по сравнительной анатомии, индивидуальному развитию и палеонтологии, неоднократно возникали сомнения в гомологичности как самих перегородок, так и медиальной части слухового пузыря в целом (Wińcza, 1896, 1898; Van Kampen, 1905; Wegner, 1942; Starck, 1964; Hunt, 1974a, 1987, 1989; Flynn et al., 1988; Hunt, Tedford, 1993). Недостаток данных, особенно по онтогенезу Caniformia (Cynoidea+Arctoidea), привел к появлению множества противоречивых гипотез о костном составе слухового пузыря и строении перегородок в разных таксонах высокого ранга (Van Kampen, 1905; Росоцк, 1916, 1929; Holz, 1931; Hough, 1953; Hunt, 1974a, 1987; Wang, Tedford, 1994).

В отношении псовых ныне принята модель Р. Ханта (1974a), согласно которой медиальная часть слухового пузыря Canidae сформирована ростральноэнтотимпанальной и единой каудальноэнтотимпанальной костями, а перегородка представляет собой "подвернутый" край последней. Однако эта гипотеза, основанная на исследовании трех экземпляров щенков койота, плохо согласуется с имеющимися данными по интрабуллярной морфологии как современных (Segall, 1943; Hough, 1948; Clark, Guensburg, 1972; Prevosti, 2010), так и древнейших псовых (Wang, 1994; Wang, Tedford, 1994). В последние годы появилась тенденция к использованию в филогенетике простой констатации "неполноты" перегородки Cynoidea (Wang et al., 2008; Tedford et al., 2009). При этом игнорируется наличие неполных перегородок во многих группах Arctoidea, особенно среди куньих и енотовых (Росоцк, 1921, 1929; Segall, 1943; Симкин, 1967; Климова, 1973). Все это подчеркивает необходимость анализа филогенетического значения морфологии слухового пузыря и, с этой целью, детального исследования его развития в онтогенезе псовых (Hunt, 1987), проведенного на более представительном материале (Wible, 2010) и дополненного сравнением его дефинитивной морфологии у максимального количества таксонов.

Раздел 2. Материалы и методы исследования

В разделе охарактеризованы использованные материалы, методы, принятая таксономическая система, а также анатомическая терминология, включающая 17 новых и уточненных названий для важных элементов интрабуллярной морфологии.

Изучены сухие черепа 30 из 36 видов современных псовых (подсемейство *Caninae sensu* Tedford et al., 2009), относящихся к 15 из 16 родов. Также представлены новые данные о плиоценовом "*Eucyon*" *odessanus* и олигоценовом *Leptocyon gregorii* — видах, близких к базальным представителям клад *Canini* и *Caninae* соответственно. Общее количество исследованных экземпляров псовых составляет 2512, из которых 684 черепа с одним или двумя вскрытыми слуховыми пузырями и 314 черепов молодых особей 20 видов (табл. 1).

Основная часть исследованных черепов хранится в Национальном научно-природоведческом музее НАНУ (Киев), лаборатории млекопитающих Зоологического института РАН (Санкт-Петербург), Зоологическом музее Московского государственного университета им. М. В. Ломоносова (Москва), отделе териологии Естественноисторического музея Вены (*Säugetiersammlung, Naturhistorisches Museum Wien*) и Зоологическом институте Венского университета (*Institut für Zoologie, Universität Wien*). В целом обработаны материалы из 20 музеев Украины, России, Польши и Австрии. Полный перечень исследованных экземпляров представлен в приложении к диссертации.

Возраст особей в большинстве случаев определялся путем оценки размеров черепа, стадии смены зубов и состояния швов (Григорьев, Попов, 1940; Маркина, 1962; Lombaard, 1971; Гурский, 1973, Таряников, 1973, 1984; Linhart, 1968; Юдин, 1977, 1986). Было выделено три возрастных группы: 1) от рождения до начала окостенения энтотимпанального комплекса (приблизительно 10 дней); 2) от начала до завершения окостенения энтотимпанального комплекса (приблизительно с 10-го по 30-й день); 3) от полного окостенения слухового пузыря до достижения им принципиально дефинитивной морфологии (приблизительно с 1-го по 5–7-й месяц).

Внутренняя морфология уже окостеневших слуховых пузырей исследовалось в первую очередь у экземпляров с частично разрушенными стенками пузыря. При отсутствии вскрытого материала, проводилось препарирование отдельных черепов (удалялась часть вентральной стенки слухового пузыря). У экземпляров, отобранных для стереофотографирования, края отверстия выравнивались и окрашивались в черный цвет с целью обеспечения информативности изображения для специалистов с затрудненным восприятием стереоскопического эффекта.

Морфология исследуемых структур обследовалась визуально, главным образом макроскопически. При изучении ранних стадий развития, для уточнения взаимного расположения отдельных элементов слухового пузыря использовался бинокулярный стереомикроскоп. Иллюстративный материал подготавливался с применением стереоскопической макрофотографии с параллельной ориентацией оптических осей.

Полярность состояний признаков определялась по палеонтологическим данным: состояние, зарегистрированное у древнейших форм, близких к базальным таксонам клад *Caninae* и *Canini*, принималось за примитивное. Полученная последовательность затем сопоставлялась с последовательностью в онтогенезе и, таким образом, использовалась для проверки действия "биогенетического закона" при развитии слухового пузыря. Потенциальное филогенетическое значение предложенных признаков оценивалось по распределению дефинитивной морфологии по таксонам и современным кладограммам — морфологическим, молекулярным и комбинированным — с акцентом на проблемных вопросах систематики семейства. Картирование

состояний новых признаков на существующих филогенетических схемах позволяет максимально наглядно и информативно оценить их конгруэнтность с традиционными признаками (Wake, 1994).

Таблица 1

Исследованные краниальные материалы

Триба	Подтриба	Вид	Количество черепов			
			с нескрытыми слуховыми пузырями		со вскрытыми слуховыми пузырями	
			Молодые особи	Взрослые особи	Молодые особи	Взрослые особи
Vulpini		<i>Alopex lagopus</i>	15	71	13	17
		<i>Fennecus zerda</i>	2	10	3	5
		<i>Otocyon megalotis</i>	3	2	–	4
		<i>Urocyon cinereoargenteus</i>	–	13	–	6
		<i>Vulpes bengalensis</i>	–	2	–	–
		<i>Vulpes chama</i>	–	1	–	1
		<i>Vulpes corsac</i>	3	35	2	10
		<i>Vulpes ferrilata</i>	2	1	1	–
		<i>Vulpes pallida</i>	1	6	–	5
		<i>Vulpes rueppelli</i>	–	6	–	3
		<i>Vulpes velox</i>	–	1	–	1
		<i>Vulpes vulpes</i>	54	676	38	204
Canini	Cerdocyonina	<i>Cerdocyon thous</i>	–	6	1	2
		<i>Chrysocyon brachyurus</i>	3	6	1	3
		<i>Lycalopex vetulus</i>	–	1	1	1
		<i>Nyctereutes procyonoides</i>	5	287	2	20
		<i>Nyctereutes viverrinus</i>	–	10	–	–
		<i>Pseudalopex culpaeus</i>	–	2	1	2
		<i>Pseudalopex griseus</i>	–	5	–	1
		<i>Pseudalopex gymnocercus</i>	–	3	–	1
		<i>Pseudalopex sechurae</i>	–	–	–	1
		<i>Speothos venaticus</i>	–	–	–	2
	Canina	<i>Canis aureus</i>	14	98	11	38
		<i>Canis latrans</i>	1	10	2	5
		<i>Canis lupus</i>	32	60	26	51
		<i>Canis lupus</i> [собака]	42	265	9	141
		<i>Canis mesomelas</i>	6	13	2	8
		<i>Canis pallipes</i>	4	1	–	2
		<i>Cuon alpinus</i>	3	13	4	9
		†" <i>Eucyon</i> " <i>odessanus</i>	–	2	–	14
		<i>Lycaon pictus</i>	2	10	1	4
		<i>Schaeffia adusta</i>	3	16	1	4

Раздел 3. Развитие слухового пузыря псовых в постнатальном онтогенезе

В разделе представлены детальное описание и фотографическая документация процесса развития слухового пузыря псовых.

У новорожденных особей слуховой пузырь отсутствует, имеется лишь пренатально окостеневшая узкая эктотимпанальная кость (*os ectotympanicum*, **ET**), прижатая к мысу каменистой кости. Ее медиальный край соединен с основанием черепа тонкой полупрозрачной соединительнотканной пленкой, без каких-либо костных элементов. Как было показано Д. Штарком (1964, 1967) при гистологическом исследовании собаки, она представлена гиалиновым хрящом. В течение первых 7–10 дней эктотимпанальная кость несколько расширяется и поворачивается в более вертикальное положение.

На следующей стадии развития (приблизительно с 10-го по 30 день) окостеневает медиальная часть формирующегося слухового пузыря. В ней развиваются энто-тимпанальные окостенения — но не два (ростральноэнтотимпанальное и единое "каудальноэнтотимпанальное"), как считалось ранее (Hunt, 1974a), а четыре — ростральноэнтотимпанальное, первое и второе каудальноэнтотимпанальные (ранее установленные только у *Arctoidea*) и вентральноэнтотимпанальное (ранее не известное) (рис. 1):

1) Ростральноэнтотимпанальная кость (*os entotympanicum rostralis*, **R**) начинает окостеневать в зоне контакта каменистой, крылоклиновидной и основной клиновидной костей. Затем окостенение распространяется постеромедиально, формируя крышу и боковые стенки сонного канала.

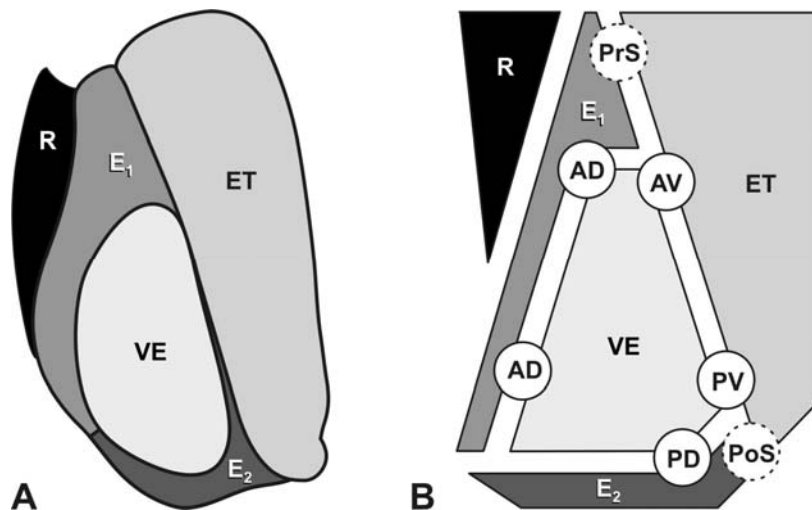


Рис. 1. Костный состав слухового пузыря псовых и его связь с топографией интрабуллярных перегородок и гребней. **A:** Вентромедиальный аспект нескрытого левого слухового пузыря 3–4-недельного *Canis lupus* (латеральная сторона справа, ростральная сверху). **B:** Зоны формирования внутренних перегородок и гребней. PoS — постсептальный гребень (*crista intrabullaris postseptalis*), PrS — пресептальный гребень (*crista intrabullaris preseptalis*); остальные аббревиатуры см. в тексте.

2) Первая каудальноэнтотимпанальная кость (*os entotympanicum caudalis primum*, **E₁**) начинает окостеневать в передней части пузыря между ростральноэнтотимпа-

нальной и экatotимпанальной костями. Затем окостенение распространяется постеромедиально до контакта с вентральноэнтотимпанальной и второй каудальноэнтотимпанальной костями.

3) Вторая каудальноэнтотимпанальная кость (*os entotympanicum caudalis secundum*, E_2) начинает окостеневать от барабанно-подъязычной кости и, на этом основании, гомологизируется с "caudales Entotympanicum" К. Ван-дер-Клау (1922). Окостенение идет в ростральном направлении до контакта с вентральноэнтотимпанальной и первой каудальноэнтотимпанальной костями.

4) Вентральноэнтотимпанальная кость (*os entotympanicum ventralis*, VE) окостеневает в вентральной части задней половины слухового пузыря на значительном расстоянии от центров окостенения каудальноэнтотимпанальных костей, исходно контактируя только с экatotимпанальной костью. Приблизительно на четвертой неделе постнатального развития вентральноэнтотимпанальная кость начинает слегка "вздвигаться", давая начало особому синусу, также названному вентральноэнтотимпанальным (*sinus entotympanicus ventralis*, VES).

На третьей стадии (следующей за полным окостенением слухового пузыря и завершающейся к 5–7-месячному возрасту формированием дефинитивной морфоло-

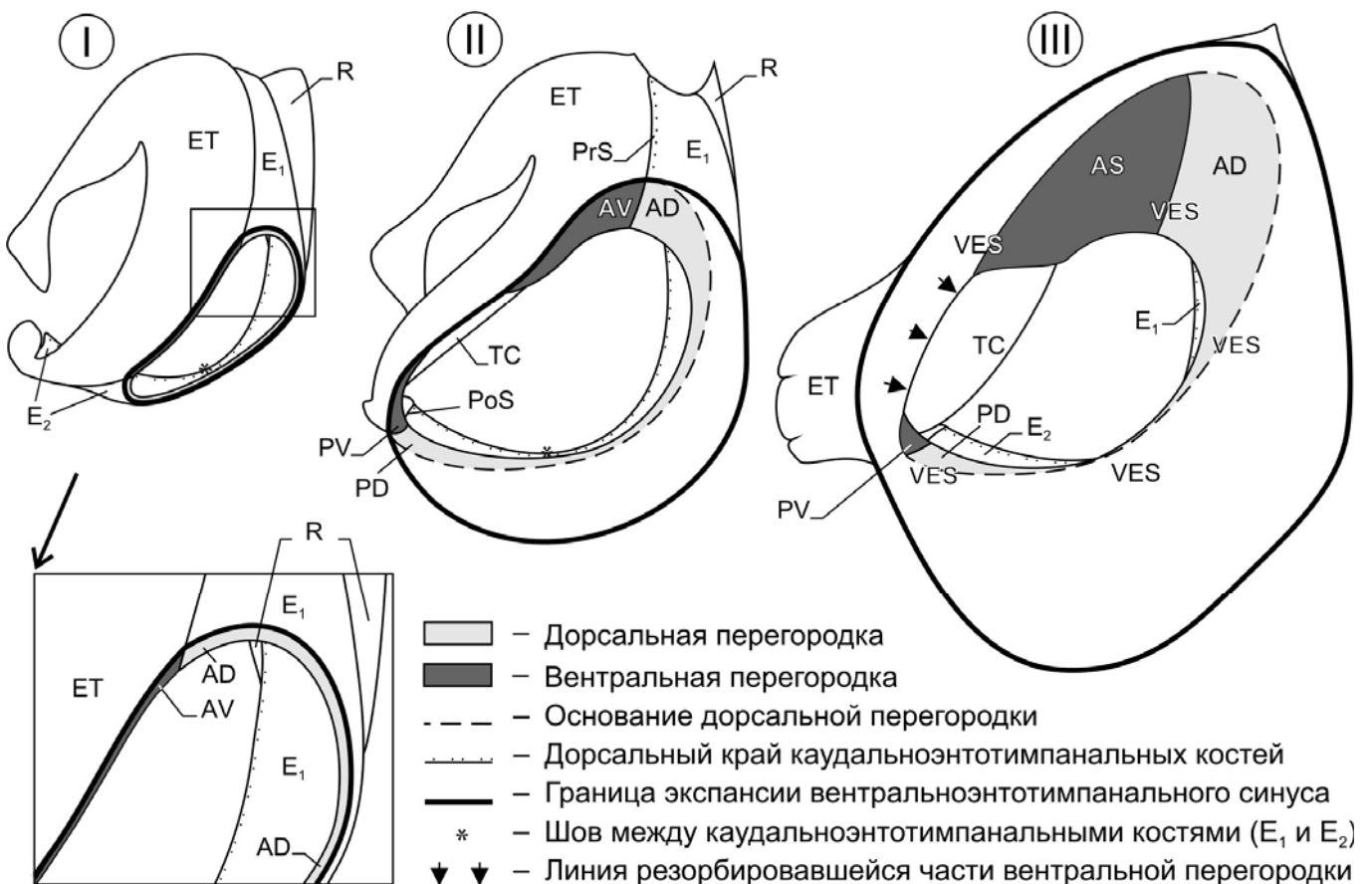


Рис. 2. Развитие слухового пузыря *Canis lupus* после окостенения энтотимпанального комплекса. Вентральный аспект правого пузыря, вскрытого по линии максимальной экспансии вентральноэнтотимпанального синуса (латеральная сторона слева, ростральная сверху). **I**: возраст 4–5 недель; **II**: возраст 8–10 недель; **III**: взрослая особь. TC — барабанный гребень (*crista tympanica*); остальные аббревиатуры см. в тексте и рис. 1.



Рис. 3. Разобшение основания вентральной перегородки и шва между вентральноэнтотимпанальной и эктотимпанальной костями в онтогенезе *Chrysocyon brachyurus*, иллюстрирующее роль вентральноэнтотимпанального синуса в формировании перегородки слухового пузыря. **A:** Поперечный срез слухового пузыря взрослой особи (латеральная сторона справа). По П. Ван-Кампену (1905, Abb. 49); b.o. — основная затылочная кость, с.с. — сонный канал. **B:** Фрагмент изображения А с обозначениями уточненного костного состава пузыря и относительного расположения основания AV и шва VE/ET. **C:** Схематичный срез пузыря ювенильной особи на стадии оформившейся перегородки. Видно, что расстояние между основанием AV и швом VE/ET меньше, чем у дефинитивного слухового пузыря. **D:** Зачаточная перегородка на стадии только что окостеневшего слухового пузыря. Основание AV и шов VE/ET еще совпадают друг с другом. Аббревиатуры см. в тексте.

гии), вентральноэнтотимпанальный синус внедряется в кости, исходно окружавшие вентральноэнтотимпанальную кость: в эктотимпанальную — латерально, во вторую каудальноэнтотимпанальную — постеромедиально и в первую каудальноэнтотимпанальную — антеромедиально. В результате, формируется непрерывная кольцевидная перегородка (рис. 1 В, 2 I). У лисьих она представлена лишь слабым гребешком или валиком, у настоящих псовых — хорошо выражена. В ходе дальнейшего развития у большинства видов она частично резорбируется в своей латеральной части (рис. 2 II-III). В зависимости от степени этой резорбции, в сочетании со степенью экспансии вентральноэнтотимпанального синуса, перегородка слухового пузыря приобретает форму полумесяца, подковы или кольца (диска с широким отверстием посередине) (рис. 3–5).

Таким образом, в отличие от прежних взглядов (Hough, 1953; Hunt, 1974a, 1987; Wang, Tedford, 1994), перегородка слухового пузыря псовых формируется не подворачиванием края "каудальноэнтотимпанальной кости", а путем инвазии вентральноэнтотимпанального синуса в эктотимпанальную и две каудальноэнтотимпанальные кости. Соответственно, она имеет сложный костный состав: антеровентральная перегородка (*septum intrabullare ventrale anterius*, AV) и постероventральная перегородка (*septum intrabullare ventrale posterius*, PV) сформированы в эктотимпанальной кости, антеродорсальная перегородка (*septum intrabullare dorsale anterius*, AD) — в

первой каудальноэнтотимпанальной кости, а постеродорсальная (*septum intrabullare dorsale posterius*, PD) — во второй каудальноэнтотимпанальной (рис. 2, 3, 5).

Раздел 4. Дефинитивная морфология слухового пузыря псовых

В разделе представлены детальное описание и фотографическая документация морфологического разнообразия дефинитивных слуховых пузырей исследованных видов подсемейства Caninae, с акцентом на интрабуллярную морфологию. Перегородка слухового пузыря представлена следующими состояниями (рис. 4):

1a. Тонкий полумесяц в медиальной части слухового пузыря. Это состояние обнаружено у базальных Caninae (†*Leptocyon*) и интерпретируется как исходное для подсемейства. Оно также представлено у современных "феннекоидных" лисьях: *Fennecus zerda*, *Vulpes rueppelli* и *V. chama*.

1b. Перегородка почти или полностью редуцирована. Состояние представлено у *Otocyon megalotis* и интерпретируется как производное от состояния 1a.

2. Полумесяц с более развитой, но не заходящей под барабанный гребень антеро-вентральной частью. Состояние представлено у остальных лисьях и интерпретируется как производное от 1a. В пределах этого состояния, по степени ростральной экспансии вентральноэнтотимпанального синуса, дополнительно выделяются группы 2a и 2b: *Vulpes* s. str., или "настоящие лисьи" (*V. vulpes* и *V. pallida*), и "корсакоидные" (*Alopex lagopus*, *V. corsac*, *V. ferrilata*, *V. velox*, *V. bengalensis*) соответственно. Последнее разделение менее четкое ввиду широкого диапазона изменчивости по степени ростральной экспансии вентральноэнтотимпанального синуса у песца. Ес-

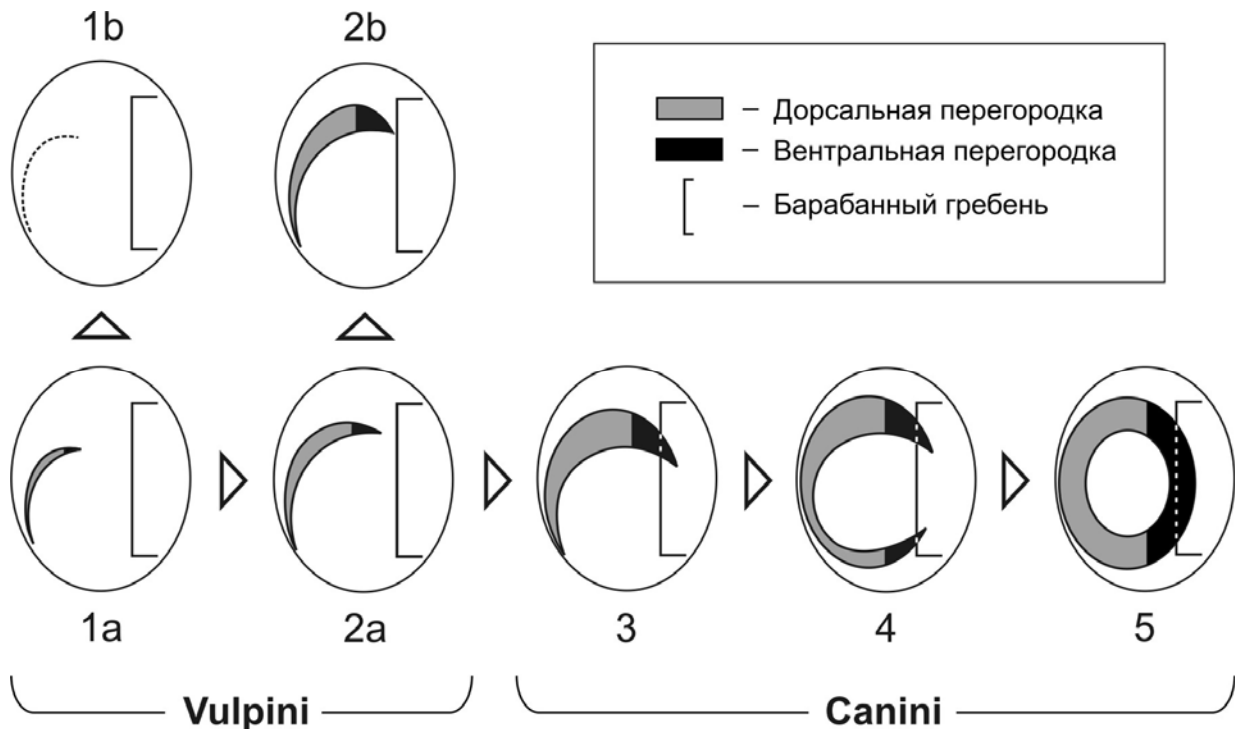


Рис. 4. Схематическое изображение вскрытых слуховых пузырей Caninae (латеральная сторона справа, ростральная сверху). 1–5 — состояния признаков перегородки слухового пузыря (см. в тексте). Стрелками указана полярность, основанная на палеонтологических данных.

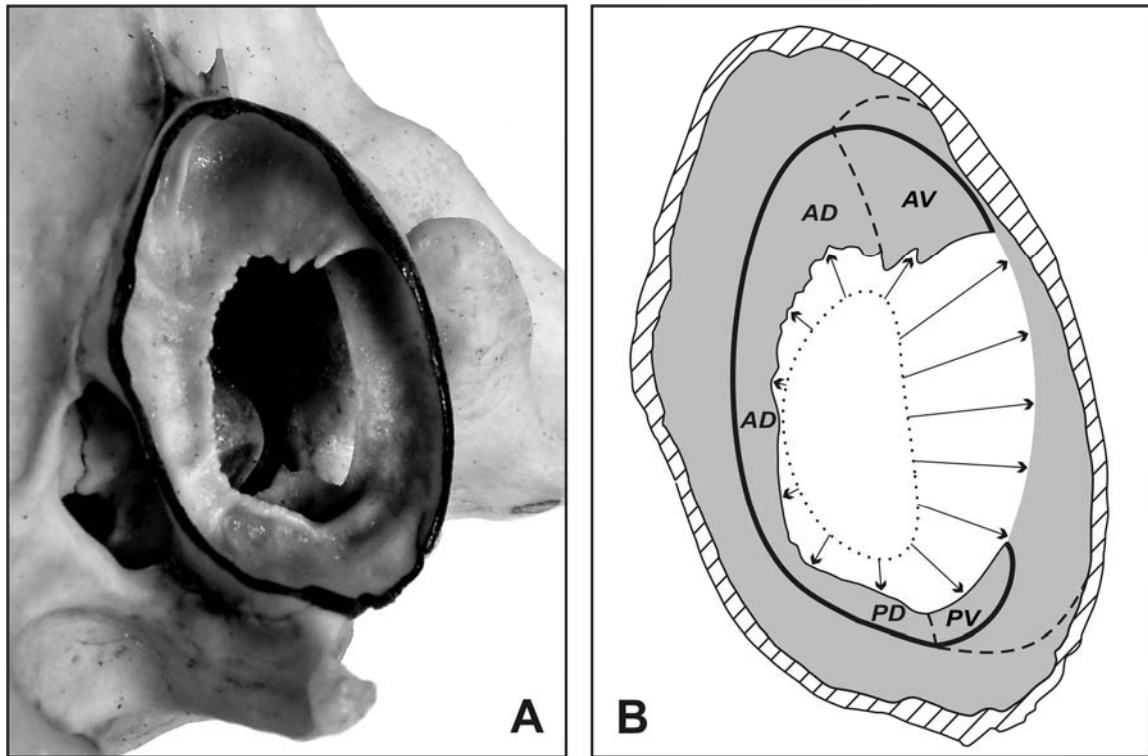


Рис. 5. **А:** *Cerdocyon thous* PIUW 3561 (взрослый); вентромедиальный аспект вскрытого левого слухового пузыря. **В:** Схематическое представление части пузыря, изображенного на А, образующейся в результате развития вентральноэнтотимпанального синуса. Линия вскрытия заштрихована, основание подковообразной перегородки (AV+AD+PD+PV) отмечено жирной линией, эктотимпанальная кость — пунктиром, стенки дефинитивного VES — серым оттенком. Видно, что исходная зона VES (точечная линия), ранее совпадавшая с VE (см. рис. 1 А и 3 D), становится окном, соединяющим синус с остальной частью слухового пузыря. В ходе развития это окно расширяется путем резорбции своих краев (стрелки) до дефинитивного состояния (белая область). Аббревиатуры см. в тексте.

ли эта степень не перекрывается у *V. vulpes* и *V. pallida* с одной стороны, и у *V. corsac*, *V. ferrilata*, *V. velox*, *V. bengalensis* — с другой, то среди *A. lagopus* встречаются экземпляры, соответствующие по данному признаку обеим группам. *Urocyon cinereoargenteus* также приближается к группе "корсакоидных" по степени роstralной экспансии вентральноэнтотимпанального синуса и форме перегородки, но резко отличается сужением задней части пузыря и увеличением нижней губы наружного слухового прохода.

3. Полумесяц с всегда заходящей под барабанный гребень антеровентральной частью. Это состояние обнаружено у базальных Canini (†"*Eucyon*") и интерпретируется как производное от 2a и исходное для трибы. Представлено у членов обеих подтриб (*Cerdocyonina* и *Canina*). В пределах данного состояния (как и у лисьих в пределах предыдущего состояния) наблюдаются дополнительные подразделения, эффективные, по крайней мере, для родовой и видовой диагностики. Так, *Lycalopex vetulus* резко отличается от *Pseudalopex* spp. значительным вздутием пузыря, придающим ему шаровидную форму; *Pseudalopex sechurae* — от *Pseudalopex* s. str.

бóльшей ростральной и латеральной экспансией вентральноэнтотимпанального синуса; *Nyctereutes procyonoides* характеризуется сочетанием сильного рострального смещения основания передней перегородки с ее малой высотой.

4. Подкова с заходящими под барабанный гребень антеровентральной и постеровентральной частями. Это состояние можно формализовать как "постеровентральная перегородка имеется". Оно интерпретируется в качестве производного от состояния 3. Всегда представлено и хорошо выражено у *Cerdocyon thous* (рис. 5), *Canis lupus*, *Canis pallipes*, *Cuon alpinus* и *Lycan pictus*; всегда представлено, но слабее выражено, у *Schaeffia adusta*; иногда встречается, но слабо выражено, у мелких *Canis*: *C. aureus*, *C. mesomelas* и *C. latrans*.

5. Непрерывное кольцо с вентральной частью под барабанным гребнем. Это состояние интерпретируется как наиболее продвинутое и производное от состояния 4. Всегда представлено у *Chrysocyon brachyurus* и *Speothos venaticus* и, как правило, у *Cuon alpinus hesperius*.

Раздел 5. Анализ и обобщение данных

В разделе проводится сравнение установленного костного состава и внутренней морфологии слухового пузыря псовых с соответствующими данными по другим инфраотрядам хищных млекопитающих и сопоставляется последовательность морфологической трансформации слухового пузыря в онтогенезе Caninae с таковой в филогенезе данного подсемейства и Hesperocyoninae. Также анализируется распределение состояний признаков перегородки покладам современных филогенетических деревьев и его соотношение с полярностью, основанной на палеонтологических данных.

Общим и исходным для Carnivora является энтотимпанальный комплекс, состоящий из ростральноэнтотимпанальной и второй каудальноэнтотимпанальной костей ($R+E_2$), сохранившийся у Aeluroidea. Он дополнен первой каудальноэнтотимпанальной костью у подотряда Caniformia (комплекс $R+E_2+E_1$, сохранившийся у Arctoidea) и, наконец, вентральноэнтотимпанальной костью (комплекс $R+E_2+E_1+VE$), уникальной для Synoidea (рис. 6). Данная гипотеза полностью согласуется с топологией современных кладограмм отряда Carnivora (Flynn, Nedbal, 1998; Schreiber et al., 1998; Yu et al., 2004; Flynn et al., 2005; Fulton, Strobeck, 2006; Sato et al., 2009; Agnarsson et al., 2010; Eizirik et al., 2010).

Анализ полученных и литературных данных по онтогенезу Carnivora обнаружил ошибочность общепринятого представления о развитии перегородок слухового пузыря путем "подворачивания" краев костей, то есть их роста внутрь полости пузыря. В действительности перегородки являются нерезорбированными участками исходной стенки пузыря на границах между независимо развивающимися синусами. Топография зон, в которых начинается развитие этих синусов, полностью (у Aeluroidea и Synoidea) или частично (Arctoidea) связана с костным составом энтотимпанальной части пузыря.

Распределение состояний признаков интрабуллярной морфологии по таксонам Caninae в целом согласуется с характером ветвления современных морфологических, молекулярных (мтДНК и яДНК) и комбинированных кладограмм (Tedford et al., 1995; Bininda-Emonds et al., 1999; Wayne et al., 1997; Zrzavý, Řičánková, 2004; Barde-

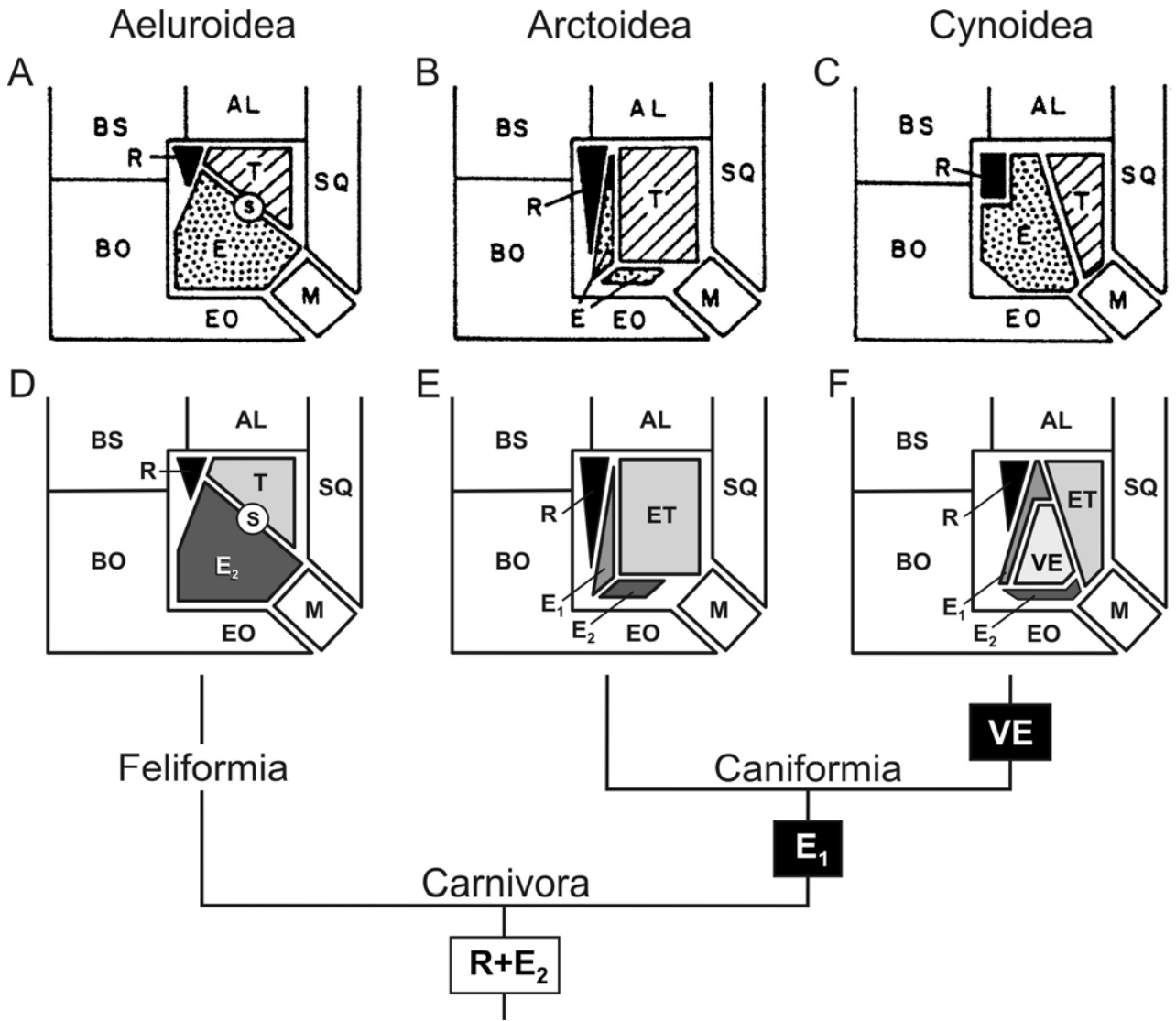


Рис. 6. Костный состав слуховых пузырей и филогенетические связи трех инфраотрядов Carnivora. **A-C**: по Р. Ханту и Р. Тедфорду (1993, fig. 5-4); **D-F**: уточненные данные. **A, D**: Felidae-Viverridae (Aeluroidea), **B, E**: Arctoidea, **C, F**: Canidae (Cynoidea). AL — крылоклиновидная кость, BO — основная затылочная кость, BS — основная клиновидная кость, EO — боковая затылочная кость, М — сосцевидная кость, SQ — чешуйчатая кость, S — *septum bullae*; остальные аббревиатуры см. в разделе 2.

leben et al., 2005a, 2005b; Lindblad-Toh et al., 2005; Agnarsson et al., 2010; Perini et al., 2010) и полярностью, основанной на палеонтологических данных, свидетельствуя таким образом о перспективности ее использования в филогенетике и таксономической диагностике. Прежде всего, захождение антеровентральной перегородки под барабанный гребень оказывается синапоморфией для трибы Canini (включая род *Nyctereutes*), а кольцообразное состояние перегородки — синапоморфией для молекулярно-систематической клады *Chrysocyon*+*Speothos* в пределах подтрибы Cerdocyonina.

Отличия между трибами по морфологии слухового пузыря в целом можно суммировать в виде нижеследующих дополнений к таксономическим диагнозам:

Vulpini. Отличаются от базальных Caninae (*Leptocyon*) бóльшим углом, под которым эктотимпанальная кость расположена к горизонтальной плоскости черепа. В отличие от трибы Canini примитивно сохраняют: 1) относительно более крупную эктотимпанальную кость, как правило, не меняющую свою форму в зоне инвазии в нее вентральноэнтотимпанального синуса; 2) отсутствие постероventральной перегородки слухового пузыря; 3) слабое латеральное захождение антеровентральной перегородки слухового пузыря: ее основание никогда не заходит под барабанный гребень.

Canini. Отличаются от Vulpini следующими продвинутыми признаками: 1) относительно меньшей эктотимпанальной костью, всегда вздувающейся в зоне инвазии в нее вентральноэнтотимпанального синуса; 2) сильным латеральным захождением антеровентральной перегородки слухового пузыря: ее основание всегда заходит под барабанный гребень. У продвинутых представителей трибы появляется постеро-

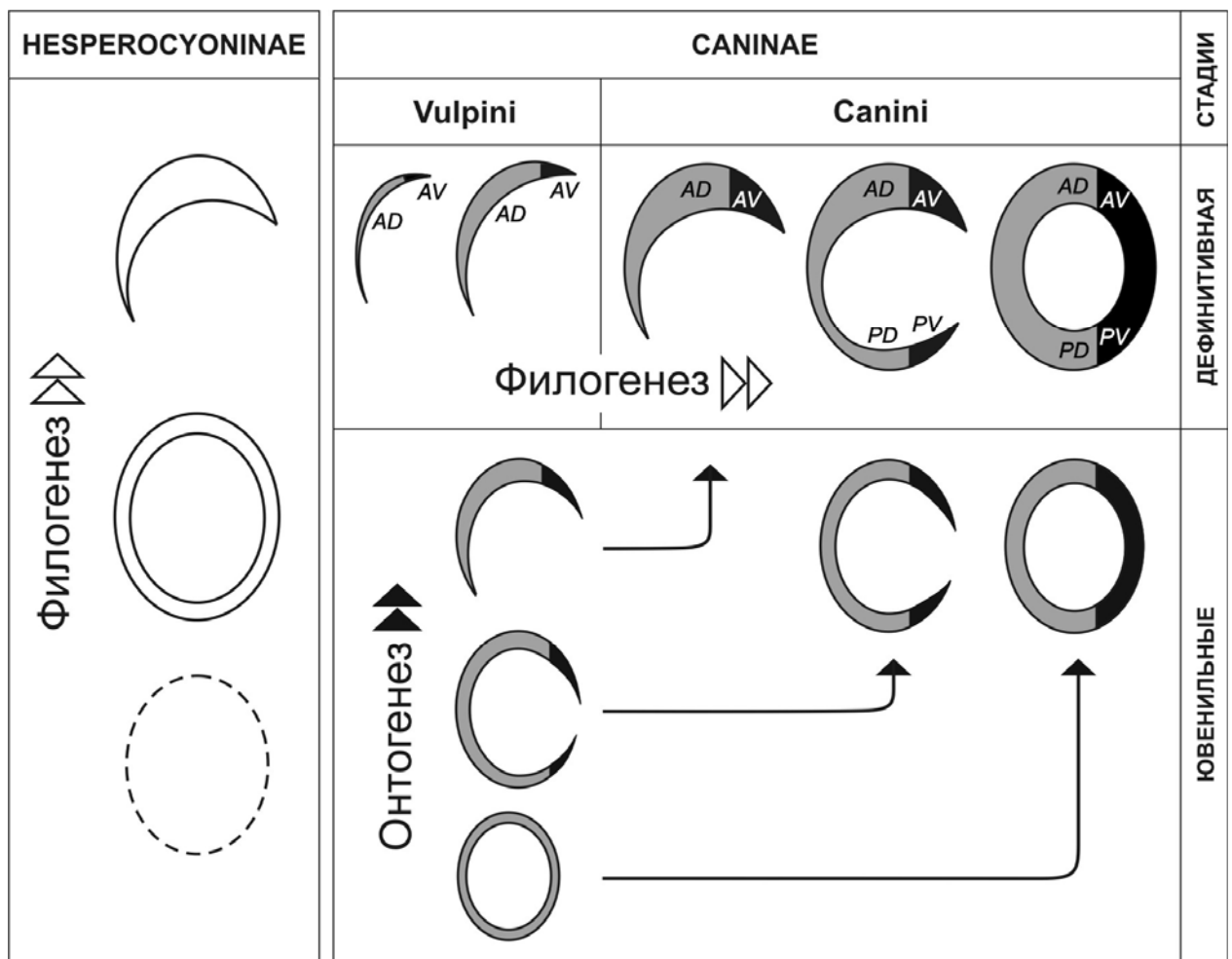


Рис. 7. Соотношения между филогенетическими и онтогенетическими последовательностями морфологии перегородки слухового пузыря у ранних псовых (Hesperocyoninae) и Caninae. **Левый блок:** Эволюция перегородки Hesperocyoninae по данным Ш. Ванга и Р. Тедфорда (1994). **Правый блок:** Развитие перегородки слухового пузыря в онтогенезе Caninae (внизу), приводящее к дефинитивным состояниям (вверху), изображенным в филогенетической последовательности: от примитивных (слева) к наиболее продвинутым (справа). Онтогенетические гетерохронии отмечены переломленными стрелками.

вентральная перегородка, иногда не отделенная от антеровентральной; общая форма перегородки становится, соответственно, подковообразной или кольцевидной.

Развитие перегородки слухового пузыря в онтогенезе Caninae повторяет ее эволюцию у ранних псовых — *Nesperocyoniinae*, при этом оно направлено противоположно филогенезу самих Caninae (рис. 7). Апоморфные состояния признаков перегородки данного подсемейства представляют собой педоморфозы, что свидетельствует о значительной роли онтогенетических ограничений в эволюции слухового пузыря настоящих псовых.

ВЫВОДЫ

В диссертационной работе исследовано развитие слухового пузыря в онтогенезе и его морфологическое разнообразие среди таксонов псовых. Полученные данные сопоставлены с имеющейся информацией по другим группам хищных млекопитающих, и показано, что перегородки и синусы слухового пузыря в разных инфраотрядах Carnivora негомологичны и могут обоснованно использоваться в систематике таксонов высокого ранга. Морфология слухового пузыря также перспективна для выяснения филогенетических связей в пределах семейства Canidae.

1. Слуховой пузырь псовых образован не тремя, как считалось ранее, а пятью независимо окостеневающими элементами. В дополнение к эктотимпанальной кости (общей для класса Mammalia), роstralноэнтотимпанальной и второй каудальноэнтотимпанальной костям (общим для отряда Carnivora), а также первой каудальноэнтотимпанальной кости (общей для подотряда Caniformia), слуховой пузырь Canidae имеет уникальную вентральноэнтотимпанальную кость, выступающую аутапоморфией инфраотряда Canioidea.

2. Перегородки слухового пузыря Carnivora являются нерезорбированными участками исходной стенки пузыря на границах между независимо растущими ("вздувающимися") зонами, а не возникают путем роста краев костей внутрь полости пузыря. Топография этих зон полностью или частично связана с костным составом энтотимпанальной части пузыря.

3. Зоной, индуцирующей образование перегородки у псовых, является вентральноэнтотимпанальная кость. В ней начинает формироваться одноименный синус, который затем распространяется в окружающих ее костях. В результате, часть первоначальной стенки пузыря оказывается внутри полости пузыря и становится перегородкой со сложным костным составом: антеро- и постеровентральные ее части образованы эктотимпанальной костью, антеродорсальная — первой каудальноэнтотимпанальной костью, а постеродорсальная — второй каудальноэнтотимпанальной.

4. Вентральноэнтотимпанальная кость, одноименный синус и четырехкомпонентная перегородка слухового пузыря уникальны для псовых и свидетельствуют о монофилии Canioidea. Остальные инфраотряды хищных млекопитающих характеризуются развитием других, негомологичных, синусов в гипотимпанальной области (каудальноэнтотимпанального у Aeluroidea и трансбуллярных у Arctoidea), которые также связаны с особенностями окостенения их слуховых пузырей. Формирующиеся в результате интрабуллярные перегородки (*septum bullae* у Aeluroidea и *septum transversale* у Arctoidea) негомологичны друг другу и таковой у Canioidea, что позволяет обоснованно использовать их в систематике таксонов Carnivora высокого ранга.

5. Морфология вентральноэнтотимпанального синуса и перегородки слухового пузыря перспективна для таксономической диагностики и филогенетического анализа псовых. Полярность состояний признаков перегородки, основанная на палеонтологических данных, в целом согласуется с их распределением по кладам современных филогенетических гипотез.

6. Захождение антеровентральной перегородки под барабанный гребень выступает второй (после ранее установленного наличия фронтального синуса) остеологической синапоморфией для трибы Canini, а кольцеобразное состояние перегородки — первой остеологической синапоморфией для молекулярно-систематической клады *Chrysocyon+Speothos*.

7. Особенности морфологии слухового пузыря позволяют предположить бо́льшую, чем принято считать, таксономическую обособленность *Lycalopex vetulus* и *Pseudalopex sechurae* от *Pseudalopex* s. str.; "феннекоидных" и "корсакоидных" лисиц — от *Vulpes* s. str.; *Cuon alpinus hesperius* — от *Cuon alpinus* s. str., а также подтверждают принадлежность рода *Nyctereutes* к трибе Canini, а не Vulpini.

8. Онтогенез перегородки у Caninae представляет собой прямую рекапитуляцию ее филогенеза у древнейшей группы псовых — Hesperocyoninae, при этом он направлен противоположно филогенетической последовательности в пределах самих Caninae. Наиболее продвинутые состояния признаков перегородки данного подсемейства являются пedomорфозами, что свидетельствует о значительной роли онтогенетических ограничений в эволюции слухового пузыря настоящих псовых.

СПИСОК ПУБЛИКАЦИЙ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

1. Ivanoff D. V. Origin of the septum in the canid auditory bulla: Evidence from morphogenesis / D. V. Ivanoff // Acta Theriologica. — 2000. — Vol. 45, № 2. — P. 253–270.
2. Ivanoff D. V. Partitions in the carnivoran auditory bulla: Their formation and significance for systematics / D. V. Ivanoff // Mammal Review. — 2001. — Vol. 31, № 1. — P. 1–16.
3. Ivanoff D. V. Unlocking the ring: Occurrence and development of the uninterrupted intrabullar septum in Canidae / D. V. Ivanoff // Mammalian Biology. — 2007. — Vol. 72, № 3. — P. 145–162.
4. Иванов Д. В. Систематическое положение "*Vulpes*" *odessana* Odintzov, 1967 (Carnivora, Canidae) из русциния Северного Причерноморья / Д. В. Иванов / Загадочные организмы в эволюции и филогении : тезисы докладов Всероссийского симпозиума, 21–22 нояб. 1996 г., Москва / отв. ред. А. Ю. Розанов. — М.: Палеонтологический институт РАН, 1996. — С. 37–39.
5. Ivanoff D. V. Morphogenesis and evolution of the canid auditory bulla / D. V. Ivanoff // Canid Biology and Conservation : International Conference programme and abstracts, 17–21 Sept. 2001, Oxford. — Oxford: Oxford University's Wildlife Conservation Research Unit, 2001. — P. 31.

АННОТАЦИИ

Іванов Д. В. Слуховий пузир собачих (*Carnivora, Canidae*): онтогенез, порівняльна морфологія та філогенетичне значення. — Рукопис. — Дисертація на здобуття наукового ступеня кандидата біологічних наук за спеціальністю 03.00.08 — зоологія. — Інститут зоології ім. І. І. Шмальгаузена НАН України. — Київ, 2010.

Досліджені розвиток слухового пузиря *Caninae* в онтогенезі 20 видів та його дефінітивна морфологія у 30 сучасних і 2 вимерлих видів. Одержані дані співставлені з наявною інформацією по всіх *Canidae* та інших групах хижих ссавців і проаналізовано значення морфології слухового пузиря для з'ясування еволюції собачих і *Carnivora* у цілому.

Показано, що інфраряди *Carnivora* різняться за кістковим складом ентотимпанальної частини пузиря; їх інтрабулярні синуси і перегородки негомологічні і можуть обґрунтовано використовуватися у філогенетиці таксонів високого рангу. Встановлено, що слуховий пузир собачих утворений п'ятьма кістками: ектотимпанальною, ростральноентотимпанальною, першою і другою каудальноентотимпанальними та унікальною для *Canidae* вентральноентотимпанальною кісткою. Остання дає початок однойменному синусу, який проникає в оточуючі кістки, формуючи складну чотирьохкомпонентну перегородку слухового пузиря.

Розподіл станів інтрабулярних ознак по кладах *Caninae* свідчить про перспективність їхнього використання в систематиці. Співставлення онтогенетичної і філогенетичної послідовностей указує на значну роль гетерохроній в еволюції слухового пузиря собачих.

Ключові слова: *Carnivora, Canidae, Caninae, bulla auditiva*, краніальна морфологія, перегородка слухового пузиря, постнатальний онтогенез, еволюція, систематика.

Іванов Д. В. Слуховой пузырь псовых (*Carnivora, Canidae*): онтогенез, сравнительная морфология и филогенетическое значение. — Рукопись. — Диссертация на соискание ученой степени кандидата биологических наук по специальности 03.00.08 — зоология. — Институт зоологии им. И. И. Шмальгаузена НАН Украины. — Киев, 2010.

Исследованы развитие слухового пузыря *Caninae* в онтогенезе 20 видов и его дефинитивная морфология у 30 современных и 2 вымерших видов. Полученные данные сопоставлены с имеющейся информацией по всем *Canidae* и другим группам хищных млекопитающих, и проанализировано значение морфологии слухового пузыря для выяснения эволюции псовых и *Carnivora* в целом.

Показано, что инфраотряды *Carnivora* различаются по костному составу энтотимпанальной части пузыря; их интрабулярные синусы и перегородки негомологичны и могут обоснованно использоваться в филогенетике таксонов высокого ранга. Установлено, что слуховой пузырь псовых образован пятью костями: эктотимпанальной, ростральноэнтотимпанальной, первой и второй каудальноэнтотимпанальными и уникальной для *Canidae* вентральноэнтотимпанальной костью. Последняя дает начало одноименному синусу, который внедряется в окружающие кости, формируя сложную четырехкомпонентную перегородку слухового пузыря.

Распределение состояний интрабуллярных признаков покладам Caninae свидетельствует о перспективности их использования в систематике. Сопоставление онтогенетической и филогенетической последовательностей указывает на значительную роль гетерохроний в эволюции слухового пузыря псовых.

Ключевые слова: Carnivora, Canidae, Caninae, *bulla auditiva*, перегородка слухового пузыря, краниальная морфология, постнатальный онтогенез, эволюция, систематика.

Ivanoff D. V. Auditory bulla of canids (Carnivora, Canidae): ontogeny, comparative morphology and phylogenetic significance. — Manuscript. — Dissertation in fulfillment of the requirements for the Degree of Candidate of Biological Sciences in the speciality 03.00.08 – zoology. — I. I. Schmalhausen Institute of Zoology, National Academy of Sciences of Ukraine. — Kiev, 2010.

The dissertation is aimed at assessing the significance of the auditory bulla for the reconstruction of phylogenetic relationships within the family Canidae and between other higher-level carnivoran taxa. To this end, the postnatal development and adult morphological diversity of the auditory bulla were studied in the subfamily Caninae with a particular emphasis on the intrabullar structure. A total of 2512 dried skulls representing 30 Recent and two fossil species were examined, including 314 immature skulls of 20 species and 684 variously aged specimens with the opened bulla(e). The data obtained were compared to the available evidence on the whole family Canidae and other major groups of Carnivora.

The canid auditory bulla does not consist of merely three independently ossifying elements as previously believed. Instead, in addition to the ectotympanic bone (shared by Mammalia), rostral entotympanic and second caudal entotympanic (shared by Carnivora), and first caudal entotympanic (shared by the suborder Caniformia), the auditory bulla of Canidae includes a unique ventral entotympanic bone, an autapomorphy for the infraorder Cynoidea.

Bony partitions in the carnivoran auditory bullae are not formed by the growth of any bone edges into the bullar cavity as commonly assumed. Rather than being "inflected" bone edges, the intrabullar septa are underresorbed sites of the bullar internal surface at the borders between the independently growing ("inflating") zones that produce separate sinuses within the hypotympanic space. Importantly, the initial topography of these zones is completely (in the infraorders Aeluroidea and Cynoidea) or partially (in Arctoidea) depends on the bone composition of the entotympanic portion of the bulla.

In canids, the septum-inducing zone is the ventral entotympanic, which gives origin to a particular bullar compartment, the ventral entotympanic sinus. As development progresses, the sinus penetrates into and expands within the bones adjacent to the ventral entotympanic. This results in the formation of a compound intrabullar septum, with its antero- and posteroventral parts being ectotympanic, anterodorsal part being first caudal entotympanic, and posterodorsal part being second caudal entotympanic.

The ventral entotympanic bone, ventral entotympanic sinus and four-component intrabullar septum are unique to canids and strongly support the monophyly of Cynoidea. The other carnivoran infraorders differ not only in their patterns of entotympanic ossification,

but also in their intrabullar sinuses and septa, non-homologous to each other and to those of cynoids: the caudal entotympanic sinus and *septum bullae* shared by aeluroids, and the transbullar sinuses and transverse septa peculiar to arctoids. This provides a sound basis for using the intrabullar morphology in higher-level systematics of Carnivora.

The revealed characters of the intrabullar septum and ventral entotympanic sinus are promising for the systematics within Caninae. The polarity of septal character states, based on the palaeontological criterion, is in general agreement with their distribution across clades of recent phylogenetic hypotheses. The lateral extension of the anteroventral septum beneath the tympanic crest appears a reliable synapomorphy for the tribe Canini, and the uninterrupted (ring-like) condition of the intrabullar septum is the first osteological synapomorphy for the *Chrysocyon-Speothos* clade recently revealed by molecular systematics. Morphology of the auditory bulla also supports placement of the problematic genus *Nyctereutes* in Canini and suggests the greater taxonomic separateness of *Lycalopex vetulus* and *Pseudalopex sechurae* from *Pseudalopex* s. str.; the "fennecoid" and "corsacoid" foxes from *Vulpes* s. str.; *Cuon alpinus hesperius* from *Cuon alpinus* s. str.

The ontogeny of the intrabullar septum in Caninae recapitulates the septal evolution in the earliest canids, Hesperocyonine. However, it is rather the reverse of the phylogeny of Caninae themselves, with their most-derived septal morphologies being pedomorphic. This implies a significant role of ontogenetic constraints in the evolution of the canine auditory bulla.

Keywords: Carnivora, Canidae, Caninae, *bulla auditiva*, intrabullar septum, cranial morphology, postnatal ontogeny, evolution, systematics.

Подп. к печати 07.12.2010. Формат 60x84/16.

Бумага офсетная. Печать ризографическая.

Усл. печ. л. 0,9. Уч. изд. л. 0,9. Тираж 100. Зак. 2845.