

НАЦІОНАЛЬНА АКАДЕМІЯ НАУК УКРАЇНИ
НАЦІОНАЛЬНИЙ НАУКОВО-ПРИРОДНИЧИЙ МУЗЕЙ



ІВАНОВ Дмитро Вадимович

УДК 599.742.1:[591.471.4+575.86]

**СЛУХОВИЙ ПУЗИР СОБАЧИХ (CARNIVORA, CANIDAE):
ОНТОГЕНЕЗ, ПОРІВНЯЛЬНА МОРФОЛОГІЯ
ТА ФІЛОГЕНЕТИЧНЕ ЗНАЧЕННЯ**

03.00.08 – зоологія

АВТОРЕФЕРАТ
дисертації на здобуття наукового ступеня
кандидата біологічних наук

Київ – 2010

Дисертацією є рукопис

Робота виконана у відділі палеозоології хребетних та палеонтологічний музей ім. академіка В. О. Топачевського Національного науково-природничого музею НАН України

Наукові керівники:

академік НАН України

Топачевський Вадим Олександрович

кандидат біологічних наук, старший науковий співробітник

Семенов Юрій Олексійович

Національний науково-природничий музей НАН України,

с.н.с. відділу палеозоології хребетних та палеонтологічний музей

Офіційні опоненти:

доктор біологічних наук, професор

Ковтун Михайло Фотійович

Інститут зоології ім. І. І. Шмальгаузена НАН України,

завідувач відділом еволюційної морфології хребетних

доктор біологічних наук, професор

Ільєнко Микола Микитович

Відкритий міжнародний університет розвитку людини "Україна",

професор кафедри соціальної роботи Інституту соціальних технологій

Захист відбудеться 11 січня 2011 р. о 10 годині на засіданні спеціалізованої вченої ради Д26.153.01 Інституту зоології ім. І. І. Шмальгаузена НАН України за адресою 01601, Київ, вул. Богдана Хмельницького, 15.

З дисертацією можна ознайомитись у бібліотеці Інституту зоології ім. І. І. Шмальгаузена НАН України (01601, Київ, вул. Богдана Хмельницького, 15).

Автореферат розісланий 9 грудня 2010 р.

Вчений секретар
спеціалізованої вченої ради Д26.153.01
кандидат біологічних наук:



О. І. Лісіцина

ЗАГАЛЬНА ХАРАКТЕРИСТИКА РОБОТИ

Актуальність теми. Систематика таксонів ссавців високого рангу базується переважно на морфології слухового пузиря — парного порожнистого утворення в основі черепа, що оточує порожнину середнього вуха. Слуховий пузир в багатьох рядах плацентарних, включаючи хижих ссавців, формується за участю так званих ентотимпанальних кісток, які є еволюційним новоутворенням, що не зустрічається поза межами Eutheria (Moore, 1981; Ромер, Парсонс, 1992; Novacek, 1993). Кістковий склад ентотимпанальної частини, як і його зв'язок з дефінітивною морфологією слухового пузиря, залишаються недостатньо дослідженими, незважаючи на загальне визнання важливості цих питань для з'ясування еволюційних зв'язків між крупними кладами (Novacek, 1977; MacPhee, 1979; Presley, 1993a; Wible, 2010).

В якості основної діагностичної ознаки і синапоморфії родини Canidae (=інфраряд *Cynoidea*) традиційно використовується наявність неповної перегородки слухового пузиря — кісткової пластинки, яка частково розділяє його порожнину (Hunt, 1974a, 1987; Flynn et al., 1988; Hunt, Tedford, 1993; Wang, Tedford, 1994; Wang et al., 2008). Проте питання щодо її гомології з перегородками, які є в інших інфрарядах *Carnivora* (*Arctoidea* та *Aeluroidea*), дотепер залишається відкритим. Сучасні уявлення як про кістковий склад слухового пузиря собачих, так і про будову його перегородки, базуються на суперечливих припущеннях, зроблених ще в кінці XIX – середині XX ст., і носять конвенціональний характер. Для обґрунтованого використання інтрабулярних структур в сучасній філогенетиці *Carnivora* необхідне вирішення питання щодо їхньої гомології, що вимагає дослідження розвитку слухового пузиря в онтогенезі, а саме окостеніння його ентотимпанальної частини та процесу формування його перегородок.

Незважаючи на значний прогрес, досягнутий останніми роками в порівняльній морфології, палеонтології та молекулярній систематиці *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), філогенетичні зв'язки в межах родини залишаються не цілком з'ясованими. Необхідно залучення додаткових ознак, перш за все таких, які можуть бути простежені як у сучасних, так і у вимерлих таксонів. З цієї точки зору, надзвичайно актуальним є широке порівняльно-анатомічне дослідження внутрішньої дефінітивної морфології слухового пузиря сучасних собачих (*Caninae*) та її співставлення з наявними даними щодо *Hesperocyoninae* — найдавнішої підродини собачих (Wang, Tedford, 1994).

Зв'язок роботи з науковими програмами, планами, темами. Робота тематично пов'язана з дослідженнями, що проводяться у відділі палеозоології хребетних та палеонтологічний музей ім. академіка В. О. Топачевського ННПМ НАНУ, а саме з плановими науковими темами "Морфосистематичний аналіз ссавців валезію України" (№ держреєстрації 0100U000206), "Систематика, еволюція і екологічні особливості найбільш важливих представників наземних теріофаун пізнього міоцену — плейстоцену України" (№ держреєстрації 0105U003266) та "Вивчення систематичного та кількісного складу наземних ссавців пізнього міоцену і пліоцену України та створення їх систематичних колекцій" (№ держреєстрації 0110U001346).

Мета і задачі дослідження. Мета дослідження — вирішити питання щодо гомології елементів слухового пузиря собачих з такими іншими Carnivora та з'ясувати перспективність використання морфології слухового пузиря в систематиці Canidae.

Для досягнення цієї мети поставлено такі задачі:

1) З'ясувати, як відбувається окостеніння слухового пузиря собачих та порівняти одержані дані з наявними відомостями про онтогенез Aeluroidea і Arctoidea.

2) Встановити, як відбувається формування перегородки слухового пузиря собачих, чи пов'язано воно з характером окостеніння слухового пузиря, і як цей процес співвідноситься з таким в інших групах Carnivora.

3) З'ясувати морфологічну різноманітність перегородки слухового пузиря в під родині справжніх собачих, порівняти його з даними щодо вимерлих груп собачих.

4) Проаналізувати можливість використання морфології слухового пузиря собачих для діагностики таксонів та уточнення їхніх філогенетичних зв'язків.

Об'єкт дослідження — слуховий пузир (*bulla auditiva*) представників родини собачих (Mammalia: Carnivora: Caniformia: Synoidea: Canidae).

Предмет дослідження — розвиток слухового пузиря собачих в онтогенезі та філогенезі, використання його морфології для з'ясування еволюційних зв'язків Canidae з іншими таксонами Carnivora високого рангу і в межах указаної родини.

Методи дослідження. Порівняльно-морфологічне дослідження сухих черепів особин різного віку. Розтин слухових пuzирів з вентрального боку для вивчення їхньої внутрішньої морфології. Реєстрація і порівняння неметричних морфологічних ознак: макроскопічно, за допомогою біноклярного стереомікроскопа та з використанням стереоскопічної макрофотографії. Співставлення одержаних результатів з літературними даними щодо порівняльної морфології, онтогенезу, палеонтології та філогенетики ряду Carnivora.

Наукова новизна одержаних результатів. В слуховому пузирі собачих виявлено раніше невідомі "вентральноентотимпанальне" окостеніння і однойменний синус. Показано, що ці елементи не мають гомологів поза межами інфраряду Synoidea та є аутапоморфіями для даного таксону. Продемонстрована роль вентральноентотимпанального синуса у формуванні перегородки слухового пузиря і визначено кістковий склад останньої. Встановлено, що перегородки у Carnivora виникають не шляхом росту країв кісток всередину порожнини слухового пузиря, як це вважалося раніше, а є нерезорбованими ділянками первинної стінки пузиря на межах між незалежно зростаючими його зонами, топографія яких пов'язана з кістковим складом ентотимпанальної частини пузиря. Вперше детально описано і проілюстровано внутрішню будову слухового пузиря 28 сучасних видів собачих. Запропоновано нові ознаки для таксономічної діагностики Caninae на рівнях від підвиду до триби і визначено полярність станів цих ознак для філогенетичного аналізу. Знайдено першу остеологічну синапоморфію для клади *Chrysocyon+Speothos*, яка нещодавно була виявлена при аналізі ДНК. Вперше описано морфологію слухового пузиря у ранніх представників підродини Caninae (олігоценного *Leptocyon gregorii*) і триби Canini (пліоценового "*Eucyon*" *odessanus*). Одержано дані на користь можливого підвищення таксономічного рангу *Cuon alpinus hesperius*. Виявлено існування раніше невідомих підрозділів в межах родів *Vulpes* та *Pseudalopex*, а також відповідність морфології слухового пузиря *Nyctereutes* такій Canini, а не Vulpini. Встановлено участь

гетерохроній в еволюції перегородки слухового пузиря у представників триби Canini.

Наукове значення роботи. Вирішено питання про походження слухової перегородки у собачих і показано її негомологічність перегородкам в інших таксонах Carnivora високого рангу. У складі слухового пузиря собачих відкрито раніше невідоме автономне "вентральноентотимпанальне" окостеніння, що з'являється у собачих на додаток до загального для підряду Caniformia комплексу першої та другої каудальноентотимпанальних кісток.

В зоні вентральноентотимпанальної кістки встановлено формування однойменного синуса, який поширюється в кістках, що оточують вентральноентотимпанальну кістку. В результаті експансії даного синуса, частина стінки слухового пузиря виявляється всередині його порожнини, стаючи перегородкою. Наявність вентральноентотимпанальної кістки, вентральноентотимпанального синуса та складної чотирьохкомпонентної перегородки слухового пузиря є остеологічними аутапоморфіями, які обґрунтовують монофілію собачих у складі Caniformia. Інші інфраряди хижих ссавців характеризуються розвитком інших, негомологічних, синусів в гіпотимпанальній області ("каудальноентотимпанального" у Aeluroidea и "трансбулярних" у Arctoidea), також пов'язаних з характером окостеніння ентотимпанальної частини пузиря. Перегородки, що формуються на межах цих синусів, не гомологічні одна одній і такій у Canidae. Показано перспективність використання морфології слухового пузиря (перш за все, форми і розташування його перегородки, а також ступеня розвитку вентральноентотимпанального синуса) в таксономічній діагностиці та філогенетиці Caninae.

Заходження антеровентральної перегородки під барабанний гребінь виявляється другою (після раніше встановленої наявності фронтального синуса) остеологічною синапоморфією триби Canini. Підковоподібний та кільцеподібний стани перегородки виникли паралельно в підтрибах Cerdocyonina і Canina. Стани ознак перегородки в межах Canini є серією педоморфозів, що свідчить про значну роль онтогенетичних обмежень в еволюції слухового пузиря справжніх собачих.

Практичне значення одержаних результатів. Опубліковані результати дослідження використано:

1) в ревізіях і аналітичних оглядах еволюції 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) у визначнику "Млекопитающие фауны России и сопредельных территорий: Хищные и ластоногие" (Аристов, Барышников, 2001);

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

Особистий внесок здобувача. Дослідження повністю виконано самостійно.

Апробація результатів дисертації. Результати дослідження було представлено на Всеросійському симпозіумі "Загадкові організми в еволюції та філогенії" (Палеонтологічний інститут РАН, Москва, 21–22 листопада 1996 р.), семінарі з еволюції хижих ссавців (Інститут палеобіології ПАН, Варшава, грудень 1996 р.), засіданні

відділу палеозоології хребетних та палеонтологічний музей Національного науково-природничого музею НАНУ (Київ, 18 квітня 2000 р.), міжнародній конференції "Біологія та охорона собачих" (Оксфордський університет, Оксфорд, 17–21 вересня 2001 р.), конференції до 10-річчя Українського теріологічного товариства (Інститут зоології ім. І. І. Шмальгаузена НАНУ, Київ, 24 квітня 2002 р.). Робота апробована на розширеному засіданні відділу палеозоології хребетних та палеонтологічний музей Національного науково-природничого музею НАНУ (протокол № 24 від 10 червня 2010 р.).

Публікації. Результати дисертаційного дослідження опубліковано в п'яти роботах загальним об'ємом 4,8 ум. друк. арк.: трьох статтях в міжнародних профільних журналах з імпаکت-факторами 0,987, 1,159 і 2,844 та двох тезах конференцій.

Структура та об'єм роботи. Дисертація викладена на 239 сторінках, з яких 148 — основний текст, що включає "Вступ", "Огляд літератури", розділ "Матеріали та методи дослідження" (чотири розділи), два розділи результатів досліджень (п'ять підрозділів), розділ "Аналіз і узагальнення даних" (три підрозділи) та "Висновки". Перелік використаної літератури складається з 347 джерел, з яких 41 — кирилицею, 306 — латиницею. Робота включає три таблиці, 68 малюнків (22 схеми та 81 фотографію, з яких 39 — стереоскопічні пари) і два додатки.

Подяки. Я вдячний моїм науковим керівникам В. О. Топачевському та Ю. О. Семенову за постійну підтримку, обговорення та цінні поради; Г. Ф. Баришнікову, О. П. Мельнику, Д. Нагель, А. Надаховському, Х. Л. Немешкалю, И. Я. Павлінову, Е. М. Писанцю, Ж. В. Розорі, М. В. Сотниковій, Б. Херциг та багатьом іншим — за надання музейних матеріалів та дозволу препарувати окремі екземпляри; Ш. Вангу, М. Вольсану, Д. Крушці, П. Д. Поллі, Д. В. Ялдену і трьом анонімним рецензентам — за конструктивні коментарі при публікації результатів дослідження. Висловлюю щирі подяки А. М. Волоху та С. М. Жилі за важливі для даної роботи ювенільні екземпляри лисиці та вовка, а також А. Дондасу, Г. Лірасу та Ф. Х. Превості за фотографії додаткових зразків (не включених до Списку дослідженого матеріалу) рідкісних видів. Я вдячний Міністерству освіти, науки та культури Австрії за конкурсну стипендію ім. Ернста Маха, що дозволила досліджувати зоологічні колекції Відня; Д. Нагель, Б. Херциг та інші австрійські колеги надавали мені всебічну допомогу під час стажування.

ОСНОВНИЙ ЗМІСТ РОБОТИ

Розділ 1. Огляд літератури

Відмінності в морфології слухового пузиря у різних представників Carnivora були знайдені у першій половині XIX століття (Hagenbach, 1835; Nyrtl, 1845) і незабаром почали використовуватися в зоологічній систематиці (Turner, 1848; Flower, 1869; Winge, 1895). Класична класифікація хижих ссавців, запропонована В. Флауєром (Flower, 1869), базувалась на припущенні гомологічності перегородок слухового пузиря в різних групах та враховувала лише ступінь, в якому перегородки розділяють його порожнину: перегородка повна у кішкоподібних (Aeluroidea), неповна — у собакоподібних (Cynoidea), і майже чи цілком відсутня у ведмедеподібних (Arctoidea). Ці три групи Carnivora у ранзі інфрарядів визнаються і на даний час, а

перелічені особливості морфології продовжують використовуватися як основні діагностичні ознаки відповідних таксонів.

Згодом, з накопиченням додаткових відомостей з порівняльної анатомії, індивідуального розвитку та палеонтології, неодноразово виникали сумніви у гомологічності як самих перегородок, так і медіальної частини слухового пузиря в цілому (Wińcza, 1896, 1898; Van Kampen, 1905; Wegner, 1942; Starck, 1964; Hunt, 1974a, 1987, 1989; Flynn et al., 1988; Hunt, Tedford, 1993). Брак даних, особливо з онтогенезу Caniformia (Cynoidea+Arctoidea), привів до появи багатьох суперечливих гіпотез щодо кісткового складу слухового пузиря і будови перегородок в різних таксонах високого рангу (Van Kampen, 1905; Росоцк, 1916, 1929; Holz, 1931; Hough, 1953; Hunt, 1974a, 1987; Wang, Tedford, 1994).

Відносно собачих нині прийнята модель Р. Ханта (1974a), згідно якої медіальна частина слухового пузиря Canidae сформована ростральноентотимпанальною і єдиною каудальноентотимпанальною кістками, а перегородка є "підвернутим" краєм останньої. Однак ця гіпотеза, базована на дослідженні трьох екземплярів цуценят койота, погано узгоджується з наявними даними щодо інтрабулярної морфології як сучасних (Segall, 1943; Hough, 1948; Clark, Guensburg, 1972; Prevosti, 2010), так і найдавніших собачих (Wang, 1994; Wang, Tedford, 1994). Останніми роками з'явилася тенденція щодо використання в філогенетиці простої констатації "неповноти" перегородки Cynoidea (Wang et al., 2008; Tedford et al., 2009). При цьому ігнорується наявність неповних перегородок в багатьох групах Arctoidea, особливо серед куницевих і єнотових (Росоцк, 1921, 1929; Segall, 1943; Симкин, 1967; Климова, 1973). Все це підкреслює необхідність аналізу філогенетичного значення морфології слухового пузиря і, з цією метою, детального дослідження його розвитку в онтогенезі собачих (Hunt, 1987), проведеного на більш репрезентативному матеріалі (Wible, 2010) та доповненого порівнянням його дефінітивної морфології у максимальній кількості таксонів.

Розділ 2. Матеріали та методи дослідження

У розділі охарактеризовано використані матеріали, методи, прийняту таксономічну систему, а також анатомічну термінологію, що включає 17 нових і уточнених назв для важливих елементів інтрабулярної морфології.

Вивчено сухі черепи 30 з 36 видів сучасних собачих (підродина Caninae *sensu* Tedford et al., 2009), які відносяться до 15 з 16 родів. Також представлено нові дані щодо пліоценового "*Eucyon*" *odessanus* і олігоценного *Leptocyon gregorii* — видів, близьких до базальних представників клад Canini та Caninae відповідно. Загальна кількість досліджених екземплярів собачих складає 2512, з яких 684 черепи з одним або двома розітнутими слуховими пузирями і 314 черепів молодих особин 20 видів (табл. 1).

Основна частина досліджених черепів зберігається в Національному науково-природничому музеї НАНУ (Київ), лабораторії ссавців Зоологічного інституту РАН (Санкт-Петербург), Зоологічному музеї Московського державного університету ім. М. В. Ломоносова (Москва), відділі теріології Природничо-історичного музею Відня (Säugetiersammlung, Naturhistorisches Museum Wien) та Зоологічному інституті Віденського університету (Institut für Zoologie, Universität Wien). Загалом оброблено

матеріали з 20 музеїв України, Росії, Польщі та Австрії. Повний перелік досліджених екземплярів представлено в додатку до дисертації.

Таблиця 1

Досліджені краніальні матеріали

Триба	Підтриба	Вид	Кількість черепів			
			з нерозітнутими слуховими пузирями		з розітнутими слуховими пузирями	
			Молоді особини	Дорослі особини	Молоді особини	Дорослі особини
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

Вік особин у більшості випадків визначався шляхом оцінки розмірів черепа, стадії зміни зубів і стану швів (Григорьев, Попов, 1940; Маркина, 1962; Lombaard, 1971; Гурский, 1973, Таряников, 1973, 1984; Linhart, 1968; Юдин, 1977, 1986). Було виділено три вікові групи: 1) від народження до початку окостеніння ентотимпанального комплексу (приблизно 10 днів); 2) від початку до завершення окостеніння ентотимпанального комплексу (приблизно з 10-го по 30-й день); 3) від повного окостеніння слухового пузиря до досягнення ним принципово дефінітивної морфології (приблизно з 1-го по 5–7-й місяць). Внутрішня морфологія вже скостенілих слухових пузирів досліджувалася в першу чергу у екземплярів з частково зруйнованими стінками пузиря. За відсутності розітнутого матеріалу, проводилося препарування окремих черепів (видалялася частина вентральної стінки слухового пузиря). У екземплярів, відібраних для стереофотографування, краї отвору вирівнювалися і зафарбовувалися в чорний колір з метою забезпечення інформативності зображення для фахівців з утрудненим сприйняттям стереоскопічного ефекту. Морфологія досліджуваних структур обстежувалася візуально, головним чином макроскопічно. При вивченні ранніх стадій розвитку, для уточнення взаємного розташування окремих елементів слухового пузиря використовувався бінокулярний стереомікроскоп.

Полярність станів ознак визначалася за палеонтологічними даними: стан, зареєстрований у найдавніших форм, близьких до базальних таксонів клад *Caninae* та *Canini*, приймався за примітивний. Отримана послідовність далі співставлялась з послідовністю в онтогенезі і у такий спосіб використовувалась для перевірки дії "біогенетичного закону" при розвитку слухового пузиря. Потенційне філогенетичне значення запропонованих ознак оцінювалося за розподілом дефінітивної морфології по таксонах і сучасних кладограмах — морфологічних, молекулярних та комбінованих — з акцентом на проблемних питаннях систематики родини. Картування станів нових ознак на існуючих філогенетичних схемах дозволяє максимально наочно та інформативно оцінити їхню конгруентність з традиційними ознаками (Wake, 1994).

Розділ 3. Розвиток слухового пузиря собачих в постнатальному онтогенезі

У розділі представлено детальний опис і фотографічну документацію процесу розвитку слухового пузиря собачих.

У новонароджених особин слуховий пузир відсутній, є лише пренатально скостеніла вузька ектотимпанальна кістка (*os ectotympanicum*, **ЕТ**), що притиснута до мису кам'янистої кістки. Її медіальний край сполучений з основою черепа тонкою напівпрозорою сполучнотканинною плівкою, без будь-яких кісткових елементів. Як було показано Д. Штарком (1964, 1967) при гістологічному дослідженні собаки, вона представлена гіаліновим хрящем. Протягом перших 7–10 днів ектотимпанальна кістка дещо розширюється і повертається в більш вертикальне положення.

На наступній стадії розвитку (приблизно з 10-го по 30 день) костеніє медіальна частина слухового пузиря, що формується. В ній розвиваються ентотимпанальні скостеніння — але не два (ростральноентотимпанальне і єдине "каудальноентотимпанальне"), як вважалося раніше (Hunt, 1974a), а чотири — ростральноентотимпанальне, перше і друге каудальноентотимпанальне (раніше встановлені лише у *Arctoidea*) та вентральноентотимпанальне (раніше невідоме) (рис. 1):

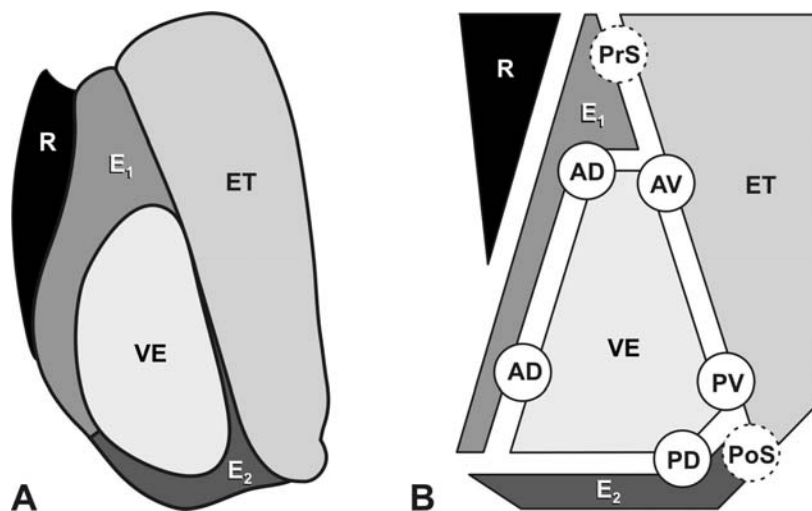


Рис. 1. Кістковий склад слухового пузиря собачих і його зв'язок з топографією інтрабулярних перегородок та гребенів. **А:** Вентромедіальний аспект нерозітнутого лівого слухового пузиря 3–4-тижневого *Canis lupus* (латеральна сторона справа, ростральна зверху). **В:** Зони формування внутрішніх перегородок і гребенів. PoS — постсептальний гребінь (*crista intrabullaris postseptalis*), PrS — пресептальний гребінь (*crista intrabullaris preseptalis*); решту аббревіатур див. у тексті.

1) Ростральноеентотимпанальна кістка (*os entotympanicum rostralis*, **R**) починає костеніти в зоні контакту кам'янистої, крилоклиноподібної та основної клиноподібної кісток. Далі окостеніння поширюється постеромедіально, формуючи покрівлю і бічні стінки сонного каналу.

2) Перша каудальноентотимпанальна кістка (*os entotympanicum caudalis primum*, **E₁**) починає костеніти в передній частині пузиря між ростральноеентотимпанальною та ектотимпанальною кістками. Потім окостеніння поширюється постеромедіально до контакту з вентральноентотимпанальною і другою каудальноентотимпанальною кістками.

3) Друга каудальноентотимпанальна кістка (*os entotympanicum caudalis secundum*, **E₂**) починає костеніти від барабанно-під'язикової кістки і, на цій підставі, гомологізується з "caudales Entotympanicum" К. Ван-дер-Клау (1922). Окостеніння поширюється в ростральному напрямі до контакту з вентральноентотимпанальною і першою каудальноентотимпанальною кістками.

4) Вентральноентотимпанальна кістка (*os entotympanicum ventralis*, **VE**) костеніє у вентральній частині задньої половини слухового пузиря на значній відстані від центрів окостеніння каудальноентотимпанальних кісток, початково контактуючи лише з ектотимпанальною кісткою. Приблизно на четвертому тижні постнатального розвитку вентральноентотимпанальна кістка починає злегка "роздуватися", даючи початок особливому синусу, також названому вентральноентотимпанальним (*sinus entotympanicus ventralis*, **VES**).

На третій стадії, що починається після повного окостеніння слухового пузиря і завершується до 5–7-місячного віку формуванням дефінітивної морфології, вентральноентотимпанальний синус проникає у кістки, які початково оточували вентральноентотимпанальну кістку: в ектотимпанальну — латерально, в другу каудаль-

ноентотимпанальну — постеромедіально, і в першу каудальноентотимпанальну — антеромедіально. В результаті, формується безперервна кільцеподібна перегородка (рис. 1 В, 2 I). У лисячих вона представлена лише слабким гребінцем або валиком, у справжніх собак — добре виражена. В ході подальшого розвитку у більшості видів вона частково резорбується в своїй латеральній частині (рис. 2 II-III). Залежно від ступеня цієї резорбції, у поєднанні зі ступенем експансії вентральноентотимпанального синуса, перегородка слухового пузиря приймає форму півмісяця, підкови чи кільця (диска з широким отвором посередині) (рис. 3–5).

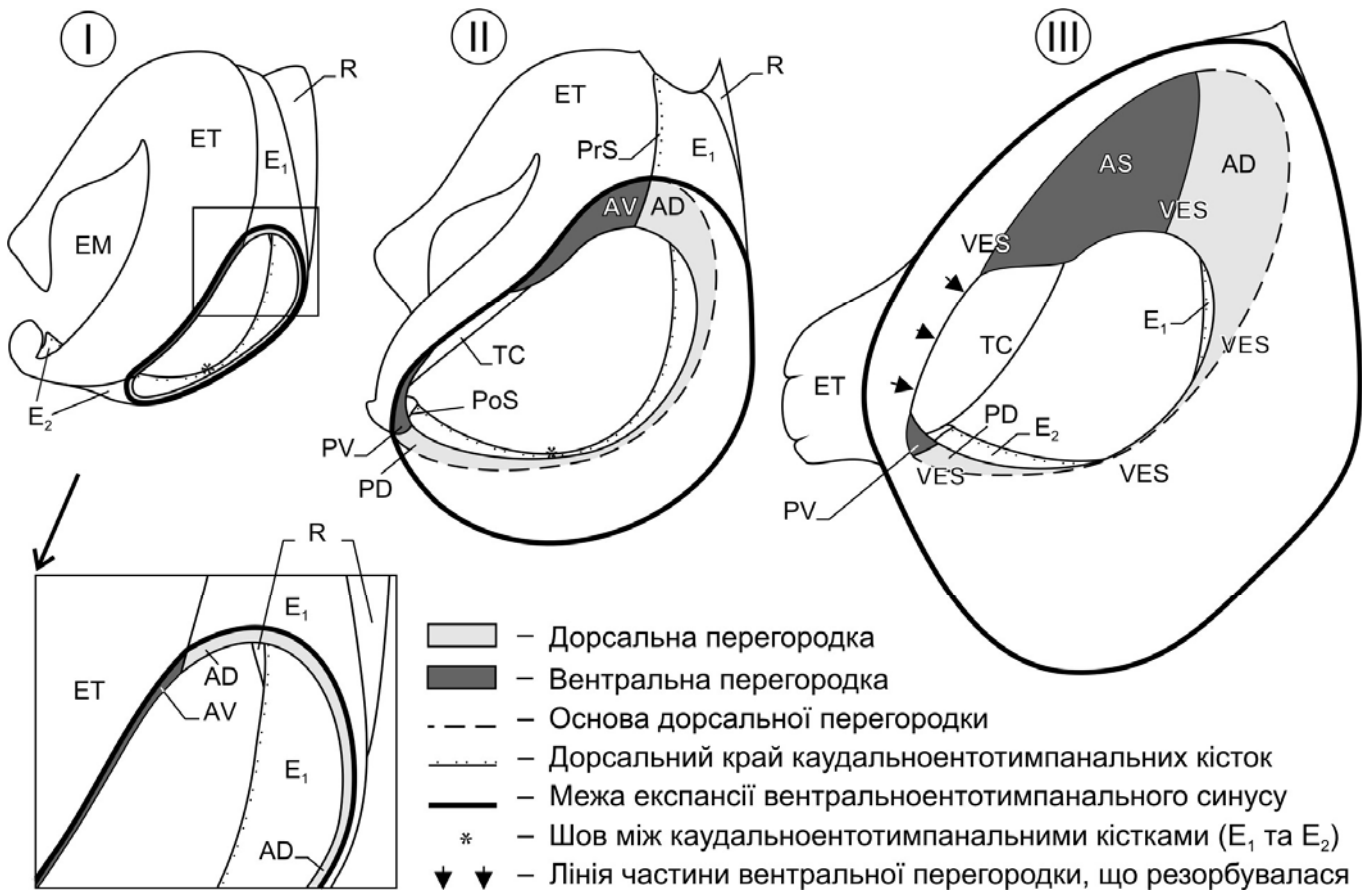


Рис. 2. Розвиток слухового пузиря *Canis lupus* після окостеніння ентотимпанального комплексу. Вентральний аспект правого пузиря, розітнутого по лінії максимальної експансії вентральноентотимпанального синуса (латеральна сторона зліва, ростральна зверху). **I**: вік 4–5 тижнів; **II**: вік 8–10 тижнів; **III**: доросла особина. ТС — барабанний гребінь (*crista tympanica*); решту абревіатур див. у тексті та рис. 1.

Таким чином, на відміну від колишніх поглядів (Hough, 1953; Hunt, 1974a, 1987; Wang, Tedford, 1994), перегородка слухового пузиря собак формується не підвертанням краю "каудальноентотимпанальної кістки", а шляхом інвазії вентральноентотимпанального синуса в ектотимпанальну і дві каудальноентотимпанальні кістки. Відповідно, вона має складний кістковий склад: антеровентральна перегородка (*septum intrabullare ventrale anterius*, AV) та постероventральна перегородка (*septum intrabullare ventrale posterius*, PV) сформовані в ектотимпанальній кістці, антеродорсальна перегородка (*septum intrabullare dorsale anterius*, AD) — в першій каудально-

ентотимпанальній кістці, а постеродорсальна (*septum intrabullare dorsale posterius*, PD) — в другій каудальноентотимпанальній (рис. 2, 3, 5).



Рис. 3. Роз'єднання основи вентральної перегородки і шва між вентральноентотимпанальної та екзотимпанальної кістками в онтогенезі *Chrysocyon brachyurus*, що ілюструє роль вентральноентотимпанального синуса у формуванні перегородки слухового пузиря. **A:** Поперечний зріз слухового пузиря дорослої особини (латеральна сторона справа) за П. Ван-Кампенем (1905, Abb. 49); b.o. — основна потилична кістка, c.c. — сонний канал. **B:** Фрагмент зображення А з позначеннями уточненого кісткового складу пузиря і відносного розташування основи AV і шва VE/ET. **C:** Схематичний зріз пузиря ювенільної особини на стадії перегородки, що оформляється. Видно, що відстань між основою AV і швом VE/ET менше, ніж у дефінітивного слухового пузиря В. **D:** Початкова перегородка на стадії тільки що окостенілого слухового пузиря. Основа AV і шов VE/ET ще збігаються один з одним. Абревіатури див. у тексті.

Розділ 4. Дефінітивна морфологія слухового пузиря собачих

В розділі представлені детальний опис і фотографічна документація морфологічної різноманітності дефінітивних слухових пузирів досліджених видів підродини Caninae, з акцентом на інтрабулярну морфологію. Перегородка слухового пузиря представлена такими станами (рис. 4):

1a. Тонкий півмісяць в медіальній частині слухового пузиря. Цей стан виявлено у базальних Caninae (†*Leptocyon*) і інтерпретується як початковий для підродини. Він також представлений у сучасних "фенекоїдних" лисячих: *Fennecus zerda*, *Vulpes rueppelli* та *V. chama*.

1b. Перегородка майже або повністю редукована. Стан представлений у *Otocyon megalotis* і інтерпретується як похідний від стану 1a.

2. Півмісяць з більш розвиненою антеровентральною частиною, але остання не заходить під барабанний гребінь. Стан представлений у решти лисячих і інтерпретується як похідний від 1a. В межах цього стану, за ступенем ростральної експансії вентральноентотимпанального синуса, додатково виділяються групи 2a та 2b: *Vulpes s. str.*, або "справжні лисячі" (*V. vulpes* і *V. pallida*), та "корсакоїдні" (*Alopex lagopus*,

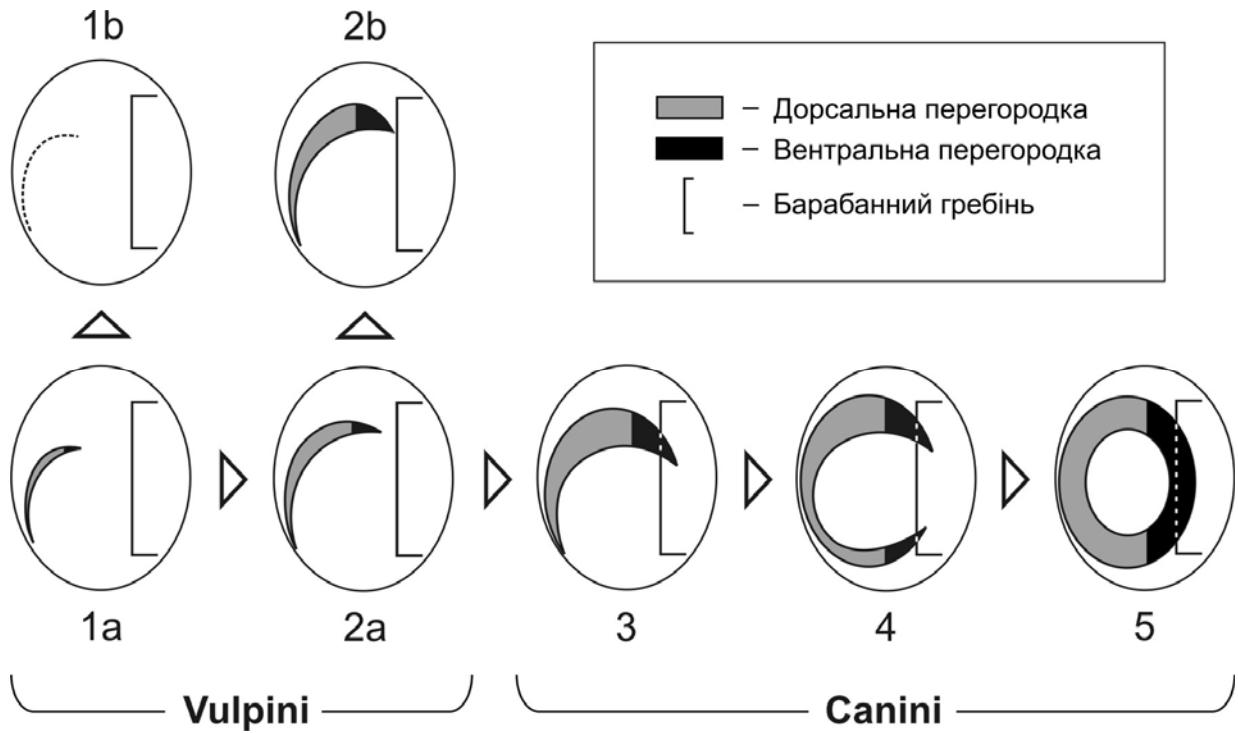


Рис. 4. Схематичне зображення розітнутих слухових пузирів Caninae (латеральна сторона справа, ростральна зверху). 1–5 — стани ознак перегородки слухового пузиря (див. у тексті). Стрілками вказана полярність, що встановлена за палеонтологічними даними.

V. corsac, *V. ferrilata*, *V. velox*, *V. bengalensis*) відповідно. Останнє розділення менш чітко, зважаючи на широкий діапазон мінливості за ступенем ростральної експансії вентральноентотимпанального синуса у песця. Якщо цей ступінь не перекривається у *V. vulpes* і *V. pallida* з одного боку, та у *V. corsac*, *V. ferrilata*, *V. velox*, *V. bengalensis* — з іншого, то серед *A. lagopus* зустрічаються екземпляри, що відповідають за даною ознакою обом групам. *Urocyon cinereoargenteus* також наближається до групи "корсакоїдних" за ступенем ростральної експансії вентральноентотимпанального синуса та формою перегородки, але різко відрізняється звуженням задньої частини пузиря та збільшенням нижньої губи зовнішнього слухового проходу.

3. Півмісяць з антеровентральною частиною, яка завжди заходить під барабанний гребінь. Цей стан знайдено у базальних Canini (†"*Eucyon*") і інтерпретується як похідний від 2a та початковий для триби. Він представлений у членів обох підтриб (*Cerdosyonina* та *Canina*). В межах даного стану (як і у лисячих в межах попереднього стану) спостерігаються додаткові підрозділи, ефективні, принаймні, для родової і видової діагностики. Так, *Lycalopex vetulus* різко відрізняється від *Pseudalopex* spp. Значним роздуттям пузиря, яке надає йому кулеподібну форму; *Pseudalopex sechurae* — від *Pseudalopex* s. str. більшою ростральною і латеральною експансією вентральноентотимпанального синуса; *Nyctereutes procyonoides* характеризується поєднанням значного рострального зсуву основи передньої перегородки з її малою висотою.

4. Підкова з антеровентральною і постеровентральною частинами, що заходять під барабанний гребінь. Цей стан можна формалізувати як "постеровентральна перегородка присутня". Він інтерпретується як похідний від стану 3. Завжди представле-

ний і добре виражений у *Cerdocyon thous* (рис. 5), *Canis lupus*, *Canis pallipes*, *Cuon alpinus* і *Lycaon pictus*; завжди представлений, але слабкіше виражений, у *Schaeffia adusta*; іноді зустрічається, але слабо виражений, у дрібних *Canis*: *C. aureus*, *C. mesomelas* та *C. latrans*.

5. Безперервне кільце з вентральною частиною під барабанним гребенем. Цей стан інтерпретується як найбільш просунений і похідний від стану 4. Завжди представлений у *Chrysocyon brachyurus* и *Speothos venaticus* і, як правило, у *Cuon alpinus hesperius*.

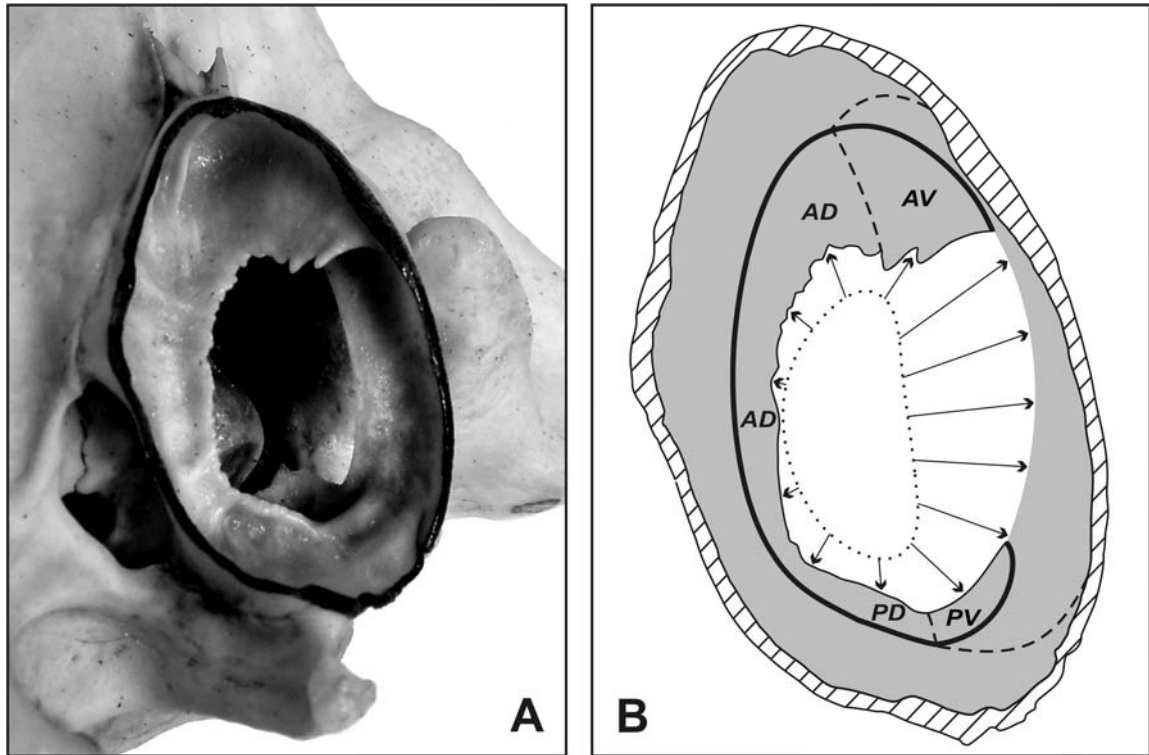


Рис. 5. **А:** *Cerdocyon thous* PIUW 3561 (дорослий); вентромедіальний аспект розітнутого лівого слухового пузиря. **В:** Схематичне подання частини пузиря, зображеного на А, яка утворюється в результаті розвитку вентральноентотимпанального синуса. Лінія розтину заштрихована, основа підковоподібної перегородки (AV+AD+PD+PV) позначена жирною лінією, ектотимпанальна кістка — пунктиром, стінки дефінітивного VES — сірим відтінком. Видно, що початкова зона VES (позначена крапковою лінією), яка раніше збігалася з VE (див. рис. 1 А та 3 D), перетворюється на вікно, що з'єднує синус з рештою слухового пузиря. У ході розвитку це вікно розширюється шляхом резорбції своїх країв (стрілки) до дефінітивного стану (біла ділянка). Аббревіатури див. у тексті.

Розділ 5. Аналіз та узагальнення даних

У розділі проводиться порівняння встановленого кісткового складу і внутрішньої морфології слухового пузиря собачих з відповідними даними по інших інфрарядах хижих ссавців та співставляється послідовність морфологічної трансформації слухового пузиря в онтогенезі Caninae з такою у філогенезі даної підродини та Hesperocyoninae. Також аналізується розподіл станів ознак перегородки по кладах сучасних

філогенетичних дерев і його співвідношення з полярністю, визначеною на підставі палеонтологічних даних.

Загальним і початковим для Carnivora є ентотимпанальний комплекс, який складається з ростральноентотимпанальної та другої каудальноентотимпанальної кісток ($R+E_2$), що збереглися у Aeluroidea. Він доповнений першою каудальноентотимпанальною кісткою у підряді Caniformia (комплекс $R+E_2+E_1$, що зберігся у Arctoidea) і, нарешті, вентральноентотимпанальною кісткою (комплекс $R+E_2+E_1+VE$), унікальною для Cynoidea (рис. 6). Дана гіпотеза повністю узгоджується з топологією сучасних кладограм ряду 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).

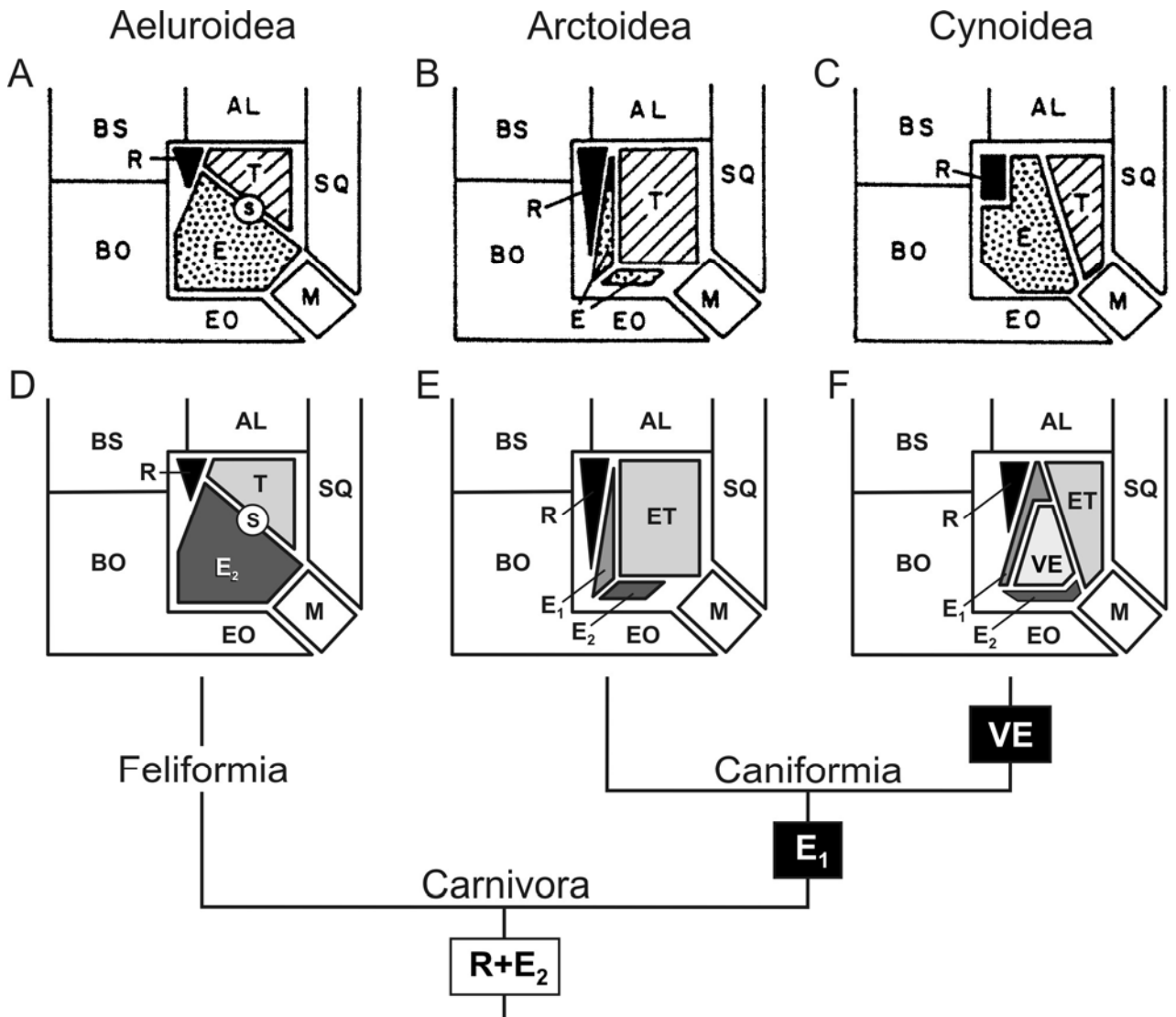


Рис. 6. Кістковий склад слухових пузирів і філогенетичні зв'язки трьох інфрарядів Carnivora. **A-C**: за Р. Хантом та Р. Тедфордом (1993, fig. 5-4); **D-F**: уточнені дані. **A, D**: Felidae-Viverridae (Aeluroidea), **B, E**: Arctoidea, **C, F**: Canidae (Cynoidea). AL — крилоклиновидна кістка, BO — основна потилична кістка, BS — основна клиновидна кістка, EO — бокова потилична кістка, M — соскоподібна кістка, SQ — луската кістка, S — *septum bullae*; решту аббревіатур див. у розділі 2.

Аналіз одержаних і літературних даних щодо онтогенезу Carnivora виявив помилковість загальноприйнятого уявлення про розвиток перегородок слухового пузиря шляхом "підвертання" країв кісток, тобто їхнього росту всередину порожнини пузиря. В дійсності перегородки є ділянками початкової стінки пузиря, які не резорбувалися на межах між синусами, що незалежно розвиваються. Топографія зон, де починається розвиток цих синусів, повністю (у Aeluroidea та Synoidea) чи частково (Arctoidea) пов'язана з кістковим складом ентотимпанальної частини пузиря.

Розподіл станів ознак інтрабулярної морфології по таксонах Caninae в цілому узгоджується з характером галуження сучасних морфологічних, молекулярних (мтДНК та яДНК) і комбінованих кладограм (Tedford et al., 1995; Bininda-Emonds et al., 1999; Wayne et al., 1997; Zrzavý, Řičánková, 2004; Bardeleben et al., 2005a, 2005b; Lindblad-Toh et al., 2005; Agnarsson et al., 2010; Perini et al., 2010) та з полярністю на підставі палеонтологічних даних і, таким чином, свідчить про перспективність її використання у філогенетиці і таксономічній діагностиці. Перш за все, заходження антеровентральної перегородки під барабанний гребінь виявляється синапоморфією для триби Canini (включаючи рід *Nyctereutes*), а кільцеподібний стан перегородки — синапоморфією для молекулярно-систематичної клади *Chrysocyon*+*Speothos* у межах підтриби Cerdocyonina.

Встановлені відмінності між трибами за морфологією слухового пузиря в цілому можна підсумувати у вигляді нижченаведених доповнень до таксономічних діагностів:

Vulpini. Відрізняються від базальних Caninae (*Leptocyon*) більшим кутом, під яким ектотимпанальна кістка розташована до горизонтальної площини черепа. На відміну від триби Canini примітивно зберігають: 1) відносно більшу ектотимпанальну кістку, яка зазвичай не міняє свою форму в зоні інвазії в неї вентральноентотимпанального синуса; 2) відсутність постеровентральної перегородки слухового пузиря; 3) слабке латеральне заходження антеровентральної перегородки слухового пузиря: її основа ніколи не заходить під барабанний гребінь.

Canini. Відрізняються від Vulpini наступними просунутими ознаками: 1) відносно меншою ектотимпанальною кісткою, що завжди роздувається в зоні інвазії в неї вентральноентотимпанального синуса; 2) значним латеральним заходженням антеровентральної перегородки слухового пузиря: її основа завжди заходить під барабанний гребінь. У просунутих представників триби з'являється постеровентральна перегородка, яка іноді не відділена від антеровентральної; загальна форма перегородки стає, відповідно, підковоподібною або кільцеподібною.

Розвиток перегородки слухового пузиря в онтогенезі Caninae повторює її еволюцію у ранніх собачих — Hesperocyoninae, при цьому він направлений протилежно філогенезу самих Caninae (рис. 7). Апоморфні стани ознак перегородки даної підродина є педоморфозами, що вказує на значну роль онтогенетичних обмежень в еволюції слухового пузиря справжніх собачих.

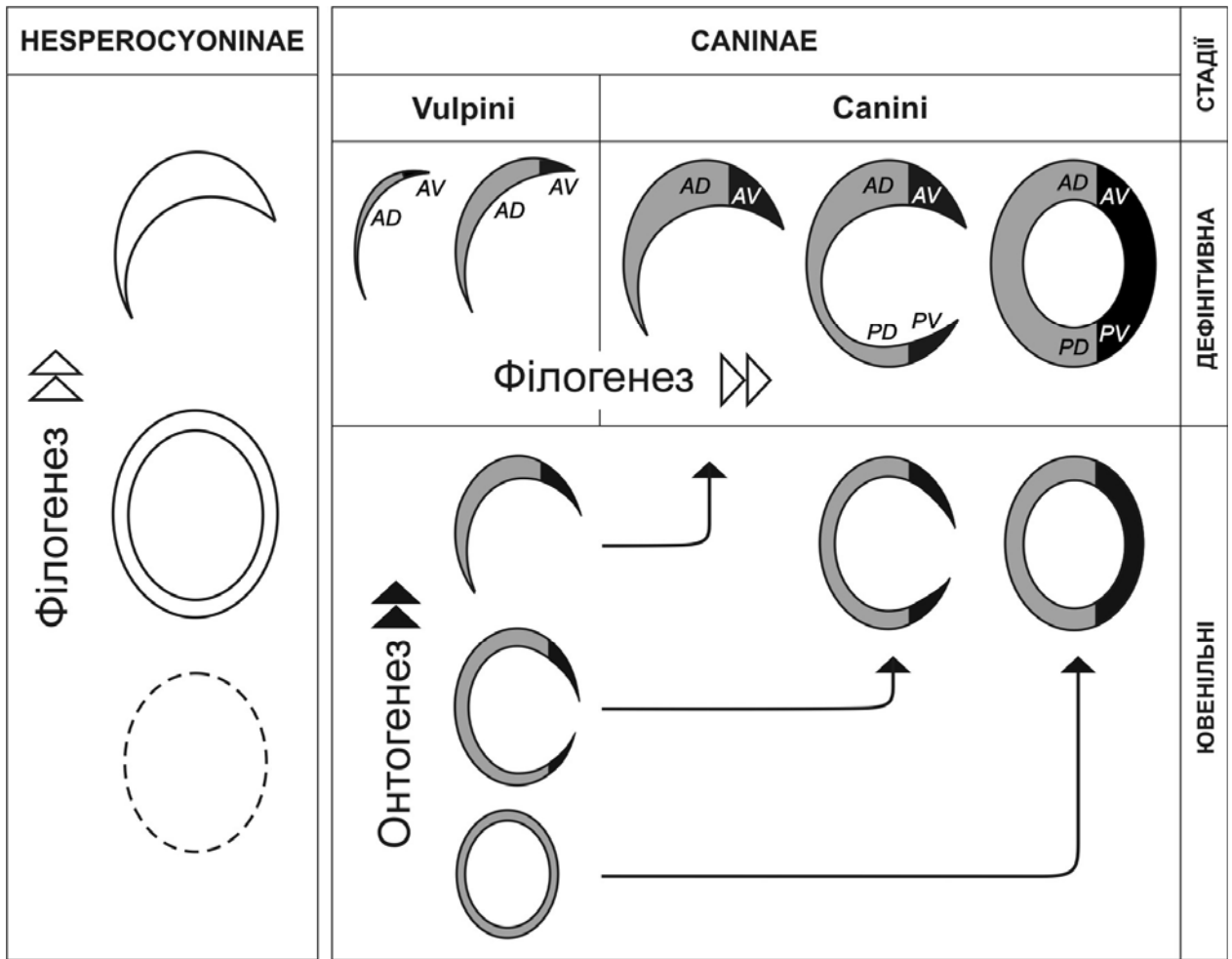


Рис. 7. Співвідношення між філогенетичними та онтогенетичними послідовностями морфології перегородки слухового пузиря у ранніх собачих (*Hesperocyoninae*) і *Caninae*. **Лівий блок:** Еволюція перегородки *Hesperocyoninae* за даними Ш. Ванга та Р. Тедфорда (1994). **Правий блок:** Розвиток перегородки слухового пузиря в онтогенезі *Caninae* (знизу), що приводить до дефінітивних станів (вгорі), зображених у філогенетичній послідовності: від примітивних (зліва) до найбільш просунених (справа). Онтогенетичні гетерохронії позначені переломленими стрілками.

ВИСНОВКИ

В дисертаційній роботі досліджено розвиток слухового пузиря в онтогенезі та його морфологічну різноманітність серед таксонів собачих. Отримані дані порівняні з наявною інформацією щодо інших груп хижих ссавців, і показано, що перегородки і синуси слухового пузиря негомологічні в різних інфрарядах *Carnivora* і можуть обґрунтовано використовуватися в систематиці таксонів високого рангу. Морфологія слухового пузиря також перспективна для з'ясування філогенетичних зв'язків у межах родини *Canidae*.

1. Слуховий пузир собачих утворений не трьома, як вважалося раніше, а п'ятьма незалежно костеніючими елементами. На додаток до ектотимпанальної кістки (спільної для класу *Mammalia*), ростральноектотимпанальної і другої каудальноектотимпанальної кісток (спільних для ряду *Carnivora*), а також першої каудальноектотимпанальної кістки (спільної для підряду *Caniformia*), слуховий пузир *Canidae* має уні-

кальну вентральноентотимпанальну кістку, що виступає аутапоморфією інфраряду *Cynoidea*.

2. Перегородки слухового пузиря *Carnivora* є нерезорбованими ділянками первинної стінки пузиря на межах між зонами, що незалежно ростуть ("роздуваються"), а не виникають шляхом росту країв кісток всередину порожнини пузиря. Топографія цих зон повністю або частково пов'язана з кістковим складом ентотимпанальної частини пузиря.

3. Зоною, що індукує утворення перегородки у собачих, є вентральноентотимпанальна кістка. В ній починає формуватися однойменний синус, який потім поширюється в кістках, що її оточують. В результаті, частина первинної стінки пузиря виявляється всередині порожнини останнього і стає перегородкою зі складним кістковим складом: антеро- і постероventральні її частини утворені ектотимпанальною кісткою, антеродорсальна — першою каудальноентотимпанальною кісткою, а постеродорсальна — другою каудальноентотимпанальною.

4. Вентральноентотимпанальна кістка, однойменний синус та чотирьохкомпонентна перегородка слухового пузиря є унікальними для собачих і свідчать про монофілію *Cynoidea*. Інші інфраряди хижих ссавців характеризуються розвитком інших, негомологічних, синусів у гіпотимпанальній області (каудальноентотимпанального у *Aeluroidea* та трансбулярних у *Arctoidea*), які також пов'язані з особливостями окостеніння їхніх слухових пузирів. Інтрабулярні перегородки (*septum bullae* у *Aeluroidea* та *septum transversale* у *Arctoidea*), що формуються в результаті, є негомологічними одна одній і такій у *Cynoidea*, що дозволяє обґрунтовано використовувати їх в систематиці таксонів *Carnivora* високого рангу.

5. Морфологія вентральноентотимпанального синуса та перегородки слухового пузиря є перспективною для таксономічної діагностики та філогенетичного аналізу собачих. Полярність станів ознак перегородки, базована на палеонтологічних даних, у цілому узгоджується з їхнім розподілом по кладах сучасних філогенетичних гіпотез.

6. Заходження антеровентральної перегородки під барабанний гребінь є другою (після раніше встановленої наявності фронтального синуса) остеологічною синапоморфією для триби *Canini*, а кільцеподібний стан перегородки — першою остеологічною синапоморфією для молекулярно-систематичної класи *Chrysocyon+Speothos*.

7. Особливості морфології слухового пузиря дозволяють припустити більшу, ніж прийнято вважати, таксономічну відокремленість *Lycalopex vetulus* і *Pseudalopex sechurae* від *Pseudalopex* s. str.; "фенекоїдних" та "корсакоїдних" лисиць — від *Vulpes* s. str.; *Cuon alpinus hesperius* — від *Cuon alpinus* s. str., а також підтверджують приналежність роду *Nyctereutes* до триби *Canini*, а не *Vulpini*.

8. Онтогенез перегородки у *Caninae* є прямою рекапітуляцією її філогенезу у найдавнішій групі собачих — *Hesperocyoninae*, при цьому він направлений протилежно філогенетичній послідовності в межах самих *Caninae*. Найбільш просунені стани ознак перегородки даної підродини є педоморфозами, що свідчить про значну роль онтогенетичних обмежень в еволюції слухового пузиря справжніх собачих.

СПИСОК ПУБЛІКАЦІЙ ЗА ТЕМОЮ ДИСЕРТАЦІЇ

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.

АНОТАЦІЇ

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 співставлено 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*, перегородка слухового пузиря, краніальна морфологія, постнатальний онтогенез, еволюція, систематика.

Иванов 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 экзотимпанальной части пузыря; их интрабуллярные синусы и перегородки негомологичны и могут обоснованно использоваться в филогенетике таксонов высокого ранга. Установлено, что слуховой пузырь псовых образован пятью костями: экзотимпанальной, ростральноэзотимпанальной, первой и второй каудальноэзотимпанальными и уникальной для Canidae вентральноэзотимпанальной костью. Последняя дает начало одноименному синусу, который внедряется в окружающие кости, формируя сложную четырехкомпонентную перегородку слухового пузыря.

Распределение состояний интрабуллярных признаков по кладам 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 пузиря, краниальная морфология, постнатальний онтогенез, еволюція, 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.

Підп. до друку 07.12.2010. Формат 60x84/16.
Папір офсетний. Друк різнографічний.
Ум. друк. арк. 0,9. Обл. вид. арк. 0,9. Наклад 100. Зам. 2845.

Друкарня Видавничого дому «Академперіодика» НАН України.
Свідоцтво про внесення до Держреєстру суб'єкта видавничої
справи серії ДК №544 від 27.07.01 01004, Київ-4, Терещенківська, 4