

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

АНОТАЦІЇ

Іванов Д. В. Слуховий вузир 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 вузиря *Canidae* 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 вузиря для з'ясування еволюції собачих і *Carnivora* у цілому.

Показано, що інфраряди *Carnivora* різняться за кістковим складом ентоотимпанальної частини вузиря; їх інтрабулярні синуси і перегородки негомологічні і можуть обґрунтовано використовуватися у філогенетиці таксонів високого рангу. Встановлено, що слуховий вузир собачих утворений п'ятьма кістками: ектоотимпанальною, 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 вузиря.

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

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

Іванов Д. В. Слуховий бульб псових (Carnivora, Canidae): онтогенез, сравнительная морфологія і філогенетичське значення. — Рукопись. — Дисертація на соискание ученої ступені кандидата біологічних наук по спеціальності 03.00.08 – зоологія. — Інститут зоології ім. І. І. Шмальгаузена НАН України. — Київ, 2010.

Ісследовані розвиток слухового пузиря Caninae в онтогенезі 20 видів і його дефінітивна морфологія у 30 сучасних і 2 вимерлих видів. Отримані дані сопоставлені з існуючою інформацією по всім Canidae і другим групам хижих млекопитаючих, і проаналізовано значення морфології слухового пузиря для висвітлення еволюції псових і Carnivora в цілому.

Показано, що інфраотряди Carnivora відрізняються по костному складу епітимпанальної частини пузиря; їх інтрабулярні синуси і перегородки негомологічні і можуть обґрунтовано використовуватися в філогенетиці таксонів високого рангу. Встановлено, що слуховий бульб псових утворений п'ятьма кістками: епітимпанальною, ротральнотимпанальною, першою і другою каудальнотимпанальними і унікальною для Canidae вентральнотимпанальною кісткою. Остання дає початок одноіменному синусу, який вбудовується в оточуючі кістки, формуючи складну чотирикомпонентну перегородку слухового пузиря.

Розподіл станів інтрабулярних ознак по кладах Caninae свідчить про перспективність їх використання в систематиці. Сопоставлення онтогенетичської і філогенетичської послідовностей указує на значительную роль гетерохронії в еволюції слухового пузиря псових.

Ключевые слова: Carnivora, Canidae, Caninae, *bulla auditiva*, перегородка слухового пузиря, краніальна морфологія, 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 paedomorphic. 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.