

НАЦІОНАЛЬНА АКАДЕМІЯ НАУК УКРАЇНИ
ІНСТИТУТ ЗООЛОГІЇ ІМ. І. І. ШМАЛЬГАУЗЕНА

РОМАНЮК ГАННА В'ЯЧЕСЛАВІВНА



УДК 591.471.4:599.742.4

**МОРФОФУНКЦІОНАЛЬНІ ОСОБЛИВОСТІ
ЖУВАЛЬНОГО АПАРАТУ КУНИЦЕВИХ
(MUSTELIDAE, CARNIVORA) ПАЛЕАРКТИКИ**

Спеціальність 03.00.08 – зоологія

АВТОРЕФЕРАТ
дисертації на здобуття наукового ступеня
кандидата біологічних наук

Київ – 2021

Дисертацією є рукопис.

Робота виконана у відділі еволюційної морфології
Інституту зоології ім. І. І. Шмальгаузена НАН України

Науковий керівник: доктор біологічних наук,
старший науковий співробітник
ДЗЕВЕРІН Ігор Ігорович
Інститут зоології ім. І. І. Шмальгаузена НАН
України, завідувач відділу еволюційної морфології

Офіційні опоненти: доктор біологічних наук, професор
РЕКОВЕЦЬ Леонід Іванович
Природничий університет м. Вроцлав,
завідувач кафедри екології хребетних і палеонтології

кандидат біологічних наук,
УЛЮРА Євгенія Миколаївна
Національний науково-природничий музей НАН України,
науковий співробітник відділу зоології

Захист відбудеться 06 квітня 2021 р. о 14-00 годині на засіданні спеціалізованої
вченої ради Д 26.153.01 Інституту зоології ім. І. І. Шмальгаузена НАН України
за адресою: вул. Б. Хмельницького, 15, м. Київ, 01030.

З дисертацією можна ознайомитися у бібліотеці Інституту зоології
ім. І. І. Шмальгаузена НАН України за адресою: вул. Б. Хмельницького, 15,
м. Київ, 01030.

Автореферат розіслано 05 березня 2021 р.

Вчений секретар
спеціалізованої вченої
ради, кандидат
біологічних наук



Ю. К. Куцоконь

ЗАГАЛЬНА ХАРАКТЕРИСТИКА РОБОТИ

Актуальність теми. Еволюція щелепного апарату тісно пов'язана з трофічною поведінкою хижаків. Найбільш помітно на жувальний апарат хижаків впливають методи вбивства здобичі, розмір здобичі відносно розміру хижака та твердість харчових об'єктів. Різна трофічна поведінка повинна відображатися на відмінностях щелепного апарату. Проте, конструкцію кістки слід визнати компромісом між механічними та предковими факторами (Biknevicius, Ruff, 1992) або філогенетичними обмеженнями (Figueirido et al., 2013). Функціональні аспекти, такі як дієта, є ключовим фактором еволюції щелепного апарату хижаків, але також існує філогенетична закономірність, яку неможливо пояснити лише різницею в живленні (Prevosti et al., 2012). Стосовно представників родини куницевих (Mustelidae, Carnivora, Mammalia) неясно, чи присутній філогенетичний сигнал у їхній варіації ознак або ця варіація пов'язана винятково з екологічною спеціалізацією. Зокрема, це стосується ознак нижньої щелепи, котра є потужним індикатором для розуміння трофічних адаптацій як у сучасних, так і у вимерлих хижих тварин (Greaves, 1983, 1985). Важливим завданням для морфометричних досліджень є визначення того, чи є структура єдиним інтегрованим цілим або складається з кількох різних модулів, та оцінити гіпотези про їхні межі (Klingenberg, 2009). Методи геометричної морфометрії дають хороші можливості для вивчення особливостей форми нижньої щелепи, а також оцінки морфологічної інтеграції та модульності в різних порівняльних контекстах.

Щелепний апарат куницевих – зручна модель для вивчення складних морфологічних структур. Сучасні куницеві демонструють велике екоморфологічне різноманіття, що відображає пристосованість до різних звичок і середовищ існування (Коерфлі et al., 2008). Високий ступінь внутрішньовидової мінливості та міжвидового різноманіття виявляється в трофічних стратегіях: деякі куницеві є надзвичайно м'ясоїдними (представники роду *Mustela*), більш всеїдними, які використовують значну кількість безхребетної з бичі та рослинну їжу (рід *Martes*), рибоїдними (*Lutra*) та є види, які харчуються твердими або жорсткими харчовими об'єктами (*Enhydra*, *Gulo*, *Meles*) (Абеленцев, 1968; Ewer, 1973; Аристов, Барышников, 2001). Таким чином, куницеві можуть бути модельним об'єктом для дослідження трансформації щелепного апарату в процесі адаптації до різних раціонів.

Зв'язок роботи з науковими програмами, планами, темами. Дисертація виконана в рамках планових тем № III-22-11 відділу еволюційної морфології хребетних Інституту зоології ім. І. І. Шмальгаузена НАН України «Різноманітність життєвих форм хребетних: еволюційно-морфологічний, онтогенетичний і функціонально-адаптивний аспекти дослідження» (державний реєстраційний номер 0111U000086) і № III-39-16 «Еволюційні механізми адаптацій хребетних тварин різних екологічних і таксономічних груп» (державний реєстраційний номер 0116U003024).

Мета і завдання. Метою дослідження є з'ясувати закономірності мінливості та міжвидових відмінностей щелепного апарату куницевих у зв'язку з їхніми трофічними спеціалізаціями.

Для досягнення мети поставлені такі завдання:

- 1) дослідити особливості геометрії поперечного перерізу тіла нижньої щелепи 14 сучасних видів куницевих Палеарктики;
- 2) порівняти геометрію поперечного перерізу тіла нижньої щелепи куницевих з іншими представниками ряду Carnivora;
- 3) описати показники міцності нижньої щелепи та зубів досліджених куницевих;
- 4) описати відмінності у формі нижньої щелепи Mustelidae за допомогою методів двовимірної геометричної морфометрії;
- 5) з'ясувати, як трофічні адаптації нижньої щелепи пов'язані з еволюційною історією груп в межах цього таксону;
- 6) дослідити, з яких модулів складається нижня щелепа куницевих.

Об'єкт дослідження – куницеви (Mustelidae) Палеарктики.

Предмет дослідження – щелепний апарат куницевих.

Методи дослідження: класична та геометрична морфометрія, філогенетичний аналіз на основі морфологічних ознак, рентгенографія, методи статистичної обробки даних, візуалізація та інтерпретація морфометричної інформації.

Наукова новизна отриманих результатів. Вперше були досліджені особливості поперечного перерізу тіла нижньої щелепи у куницевих Палеарктики та порівняно куницевих з іншими родинами ряду Carnivora за цими показниками. Вперше визначені показники міцності щелеп та зубів, визначено, які максимальні навантаження витримує щелепний апарат куницевих. Вперше визначені особливості форми нижньої щелепи куницевих та описаний зв'язок форми з трофічними спеціалізаціями. Вперше досліджена модульність та інтеграція нижніх щелеп куницевих. Уточнена трофічна класифікація куницевих і запропонована нова трофічна категорія для досліджень щелепного апарату.

Практичне значення отриманих результатів. Дослідивши зв'язок морфофункціональних параметрів жувального апарату з трофічною спеціалізацією тварин можна передбачити його принципіальні функціональні можливості, що може бути використане в палеозоології та систематиці. Вивчення морфологічних особливостей щелепного апарату важливе для відтворення еволюційної історії видів, оскільки кістки і зуби найкраще зберігаються у викопному стані. Вивчення біомеханічних особливостей дасть змогу оцінити основні навантаження на жувальний апарат, що допоможе в відтворенні раціонів викопних видів. Отримані дані про мінливість і раціон куницевих можуть бути використані в природоохоронних заходах, а дані про навантаження на зубну систему – в ветеринарії та медицині.

Особистий внесок здобувача. Дисертаційна робота є самостійним дослідженням. Особисто здобувачем розроблено схему промірів та міток, здійснено морфометричну обробку черепа, нижньої щелепи та зубів, розроблено схему оцінки біомеханічних показників щелепного апарату куницевих. Частково проведено статистичну обробку даних та візуалізацію результатів. Розроблені схематичні рисунки. Особисто та у співавторстві опубліковано праці за результатами проведених досліджень.

Апробація результатів дисертації. Основні положення роботи були представлені на шести наукових конференціях: Конференція молодих дослідників-зоологів (Київ, 2009 р.), Всеукраїнська наукова конференція, присвячена 175-річчю заснування кафедри зоології (Київ-Канів, 2009 р.), VII Міжнародна наукова конференція студентів і аспірантів «Молодь і поступ біології» (Львів, 2011), XVIII Теріологічна школа-семінар «Морфологічна мінливість ссавців та збереження їх різноманіття» (Крим, 2011), Конференція молодих дослідників-зоологів (Київ, 2012), XX Міжнародна конференція студентів, аспірантів та молодих учених «Ломоносов-2013»: секція «Біологія» (Москва, 2013), XII Міжнародний конгрес морфології хребетних (Прага, 2019 р.).

Публікації. Результати дисертаційного дослідження викладено в 12-ти публікаціях. Серед них 5 наукових статей, надрукованих у спеціалізованих виданнях, рекомендованих Міністерством освіти і науки України, та іноземних виданнях (серед них 2 – у журналах, що внесені до наукометричної бази Scopus); 7 публікацій у матеріалах наукових конференцій.

Структура та обсяг дисертації. Дисертація складається зі вступу, 9 розділів, списку використаних джерел (125 найменувань, з них 105 – латиницею) та 3 додатків. Загальний обсяг роботи – 150 сторінок, з яких основна частина дисертації викладена на 122 сторінках. Загалом дисертація містить 18 таблиць та 28 рисунків.

Подяки. Щиро вдячна науковому керівнику І.І. Дзеверіну та моїм рідним за всебічну підтримку і допомогу у написанні дисертаційної роботи. Особливо вдячна М.А. Гхазалі, Д.В. Іванову та П.Є. Гольдіну за обговорення, допомогу та цінні поради. Дякую кураторам та співробітникам зоологічних музеїв за люб'язний доступ до музейних колекцій та допомогу під час відвідувань: В.С. Лебедеву, П.В. Пучкову та Д.В. Іванову. Я вдячна за підтримку та поради моїм колегам-співробітникам О.М. Яригіну, І.О. Богдановичу, О.В. Шатковській. Також я вдячна за підтримку моїм колегам С.А. Мякушку та Є.М. Сінгаєвському.

ОСНОВНИЙ ЗМІСТ РОБОТИ

ОГЛЯД ЛІТЕРАТУРИ

Родина куницевих – одна з найчисельніших за видами родин серед ряду Carnivora, яка нараховує 59 видів (Koenfli, 2008). Carnivora відомі в геологічному літописі починаючи з палеоцену (близько 63 мільйонів років тому); поділяються на

дві головні гілки Caniformia та Feliformia (Flynn, 1998). Куницеви належать до першої з них, демонструють екоморфологічну різноманітність, а також широко розповсюджені на різних континентах. Біогеографічний аналіз показав, що Євразія є центром поширення різноманіття куницевих, а Африку, Північну та Південну Америку вони заселили з часом. Найдавніші скам'янілі рештки родини знайдені в Євразії пізнього олігоцену (Koenfli, 2008). Філогенетично Mustelidae є відгалуженням основної групи міацидів, демонструючи поступовий розвиток більш хижого зубного ряду, але без радикальних змін у посткраніальному скелеті (Ewer, 1973). Різними дослідженнями підтверджується монофілетичність Mephitinae, Procyoninae, Lutrinae, як і родів *Martes*, *Mustela*, *Galictis* і *Procyon* (Koenfli et al. 2008, Sato et al. 2012, Catalano, 2015). В період еволюції і територіального розселення зникали моляри, зокрема треті верхні і нижні, потім другі верхні, відбувалася редукція перших і других премолярів, в останніх верхніх премолярах зливались два зовнішні гребні в один масивний різальний гребінь (Абеленцев, 1968). В межах ряду Carnivora неодноразово виникали і незалежно розвивались в різних кладах схожі екоморфи (Valkenburgh, 2007).

Раціони хижих тварин ряду Carnivora складаються головним чином із хребетних тварин. Для успіху хижаку треба впоратись з двома головними задачами: вбити здобич та спожити тушу (Biknevicius, Valkenburg, 1996). Хижаки відрізняються стратегіями здобування їжі (Ewer, 1973, Biknevicius, Valkenburg, 1996). Різні трофічні стратегії впливають на черепно-лицьовий скелет ссавців і форму окремих кісток в ньому (Biknevicius, Ruff, 1992). Найбільші навантаження на щелепний апарат здійснюються під час укусу іклами та хижацькими зубами. Згин – головний наслідок навантажень на тіло нижньої щелепи під час обробки їжі. Щоб протистояти деформації згину кількість кісткової тканини повинна збільшуватись в площині дії навантаження (Biknevicius, Ruff, 1992, Biknevicius, Valkenburg, 1996).

Різні структури жувального апарату куницевих докладно досліджено (Fisher, 1941, Radinsky, 1981a,b, Riley, 1985, Greaves, 1985, Dayan et al., 1989, Greaves, 1994, , Covey, Biknevicius, Valkenburgh, 1996, Popowics, 2003, Christiansen, Adolfssen, 2005, Christiansen, Wroe, 2007, Valkenburgh, 2007, Valkenburgh, 2009), в тому числі методами геометричної морфометрії (Loy et al., 2004, Figueirido et al., 2011, 2013, Meloro, 2011, 2012, Meloro et al., 2011, Prevosti et al., 2012, Goswami et al., 2011, Catalano, 2015).

МАТЕРІАЛИ ТА МЕТОДИ ДОСЛІДЖЕННЯ

В роботі використані колекції зоологічних музеїв Національного науково-природничого музею НАН України та Московського державного університету ім. М. В. Ломоносова. Всього досліджено 290 екземплярів 14 видів куницевих (табл. 1). Для морфометрії було взято черепи та нижні щелепи тільки дорослих, диких особин, з повним набором зубів, обох статей, з різних місць існування. Видову та

статеву належність особин було визначено за колекційними етикетками; перевірка видової приналежності суперечливих особин проводилась за загальноприйнятими визначниками. Кожний вид був віднесений до певної трофічної категорії (за Christiansen, Wroe, 2007). Для порівняння в деяких випадках були використані інші родини ряду Carnivora: представники родин собачих (9 видів), котячих (6 видів), гієнових (1 вид), усього 61 екземпляр.

Таблиця 1

Досліджувані види куницевих та їхні трофічні категорії (за Christiansen, Wroe, 2007): 2 – всеїдні; 3 – рибоїдні; 4 – м'ясоїдні, які спеціалізуються на малій здобичі; 5 – м'ясоїдні, які спеціалізуються на середній здобичі; 6 – м'ясоїдні, які спеціалізуються на великій здобичі. Наведено загальну кількість екземплярів та кількість екземплярів, використаних у дослідженнях методом геометричної морфометрії, а також кількість визначених самців і самок

Види	N, проміри (самці; самки)	N, ГМ (самці; самки)	Троф. кат.
Калан, <i>Enhydra lutris</i>	20 (7; 6)	18 (7; 6)	3
Росомаха, <i>Gulo gulo</i>	20 (9; 5)	19 (8; 5)	6
Видра річкова, <i>Lutra lutra</i>	20 (10; 8)	20 (10; 8)	3
Борсук європейський, <i>Meles meles</i>	22 (3; 5)	18 (1; 5)	2
Куниця лісова, <i>Martes martes</i>	20 (12; 5)	24 (13; 6)	4
Куниця кам'яна, <i>Martes foina</i>	22 (12; 8)	23 (12; 9)	2
Соболь, <i>Martes zibellina</i>	23 (14; 7)	22 (14; 7)	4
Харза, <i>Martes flavigula</i>	20 (8; 7)	19 (8; 6)	4
Тхір степовий, <i>Mustela eversmani</i>	23 (19; 0)	23 (18; 0)	6
Тхір лісовий, <i>Mustela putorius</i>	20 (14; 2)	24 (17; 1)	5
Норка європейська, <i>Mustela lutreola</i>	20 (0; 0)	23 (0; 0)	5
Колонок, <i>Mustela sibirica</i>	20 (11; 8)	19 (11; 7)	5
Горностаї, <i>Mustela erminea</i>	20 (8; 6)	20 (8; 6)	6
Ласка, <i>Mustela nivalis</i>	20 (11; 6)	18 (9; 7)	6

Примітка: N – кількість екземплярів, ГМ – застосовані для геометричної морфометрії, троф. кат. – трофічна категорія.

Моделювання нижньої щелепи проведено за стандартними методиками (Biknevicius, Ruff, 1992, Biknevicius, Valkenburgh, 1996 та Therrien, 2005) як консольної балки з одним закріпленим кінцем та одним вільним, із гомогенного матеріалу з еліптичним поперечним перерізом. Використано спрощену модель ікл як консольної балки з еліптичним поперечним перерізом; прийнято, що зуби складаються із гомогенного матеріалу, властивості матеріалу у всіх зубів однакові, відмінностями у викривленні зубів знехтувано (Valkenburgh, Ruff, 1987, Biknevicius, Valkenburgh, 1996, Christiansen, 2007a, 2007b, Christiansen, Adolfssen, 2005, Vassallo et al., 2015). Розглянуто випадки максимального навантаження на щелепний апарат, які виникають внаслідок максимального напруження м'язів-

адукторів під час укусу передніми зубами (іклами) та при обробці їжі щічними зубами (хижацькими або видозміненими кутніми зубами) (Никольський, 1997).

В роботі використано 43 проміри: 7 промірів черепа, 20 промірів нижньої щелепи та 16 промірів зубів. Проміри знято штангенциркулем з точністю 0,05 мм на лівій стороні черепа та нижньої щелепи. Проміри черепа: довжина черепа, вилична ширина, мастоїдна ширина черепа, довжина від суглоба до різців, ікл та хижацьких зубів, довжина поперечного перерізу області, яку займав скроневий м'яз; проміри нижньої щелепи: довжина та ширина нижньої щелепи, довжина робочої та балануючої сторони плеча важеля, відстань від суглоба до початку зубного ряду, відстань від початку зубного ряду до різців, висота та ширина тіла нижньої щелепи, висота вінцевого відростка, довжина зчленівного відростка; проміри зубів: довжина, ширина та висота нижнього та верхнього ікл, довжина, ширина та висота нижнього хижацького (m1) та верхнього хижацького (Pm4) зубів, довжина та ширина M1, довжина ріжучої та жувальної поверхонь нижнього молярного комплексу. На тілі нижньої щелепи були ідентифіковані такі міжзубні проміжки: за іклом (далі C), між p3 та p4 (PP), між p4 та m1 (PM), між m1 та m2 (MM), які представляють біомеханічно еквівалентні точки серед хижих ссавців (Biknevicius, Ruff, 1992, Therrien, 2005). В зазначених міжзубних проміжках були виміряні висота (Dy) та ширина (Dx) тіла нижньої щелепи. Для визначення згинаючих моментів в міжзубних проміжках під час укусу іклами або хижацькими зубами були виміряні відстані від точки прикладення сили (місця укусу) до відповідного міжзубного проміжку, що визначають довжину плеча згинаючого моменту. Для того, щоб перевірити розподіл компактної кісткової тканини всередині тіла нижньої щелепи досліджуваних куницевих, були зроблені рентгенівські знімки.

Були визначені моменти опору (Z) відносно дорсовентральної та медіалатеральної площини для еліптичного поперечного перерізу в обраних міжзубних проміжках C, PP, PM та MM вздовж тіла нижньої щелепи, а також для зубів куницевих за стандартними формулами (Кинасошвили, 1968; Феодосьев, 1970; Александер, 1970; Thomason, 1991). Щелепні структури зі збільшеними значеннями Z добре пристосовані до опору напруженню від сагітального та поперечного згину і кручення (Biknevicius, Ruff, 1992). Для порівняння куницевих з іншими родинами ряду Carnivora були також обраховані моменти опору поперечного перерізу для тіла нижньої щелепи у собачих, котячих та гієни. У куницевих були визначені показники міцності S для різних проміжків тіла нижньої щелепи (під час згину та косоного згину), для ікл (під час згину та косоного згину), хижацьких зубів (під час згину та стиску) та M1 (під час стиску). Також, за міцністю матеріалів (кісткової тканини та емалі) були визначені критичні сили укусу F_{cr} для тіла нижньої щелепи та зубів. Запаси міцності k щелепних структур визначались як співвідношення обчислених за черепом сил укусу іклами та хижацькими зубами за методом Томасона (Thomason, 1991) до критичних сил укусу F_{cr} .

Для проведення геометричної морфометрії на фотографіях нижньої щелепи куницевих було виявлено та оцифровано набір з 16 міток, які характеризують особливості форми тіла нижньої щелепи (мітки 1 – 6 та 13 – 16) та гілки нижньої щелепи (мітки 7 – 12). Оцінку основних особливостей варіації форми нижньої щелепи виконано за допомогою аналізу головних компонент (PCA) за прокрустовими координатами, міжвидові відмінності та відмінності між трофічними групами було оцінено методом аналізу канонічних змінних (CVA) в програмах PAST та MorphoJ. Для дослідження модульності розглянуто гіпотези про поділ нижньої щелепи на два модулі (нижньощелепні тіло та гілку) та на три модулі (передню область, молярну область і висхідну гілку). Було перевірено також дві додаткові гіпотези: передній край жувальної ямки належить до нижньощелепного тіла чи до нижньощелепної гілки. Було зроблено PLS єдиної конфігурації для набору даних з урахуванням розміру та розглянуто розділення на два модулі з жувальною ямкою, яку віднесено до нижньощелепного тіла.

У дослідженні була використана філогенія Koenfli et al. (2008). Статистичний аналіз проведено за допомогою стандартних пакетів статистичної системи R та в програмі PAST.

РЕЗУЛЬТАТИ ДОСЛІДЖЕНЬ

Статевий диморфізм. Було показано, що статеві відмінності є досить важливим джерелом варіації у куницевих. Самці та самки значуще відрізняються за довжиною нижньої щелепи. Вплив статі та видової приналежності, а також взаємодія між цими чинниками на розмір нижньої щелепи є значущими. Проте, вплив видової приналежності найбільший (96,6%), а внесок статі досить малий (2%). Значна частка мінливості лінійних промірів і функціональних показників також пов'язана з видовою належністю, а внесок статевих відмінностей є досить малим. Вплив статевих відмінностей на форму нижньої щелепи також є значущим у досліджуваних куницевих, але не помітний порівняно з видовою та трофічною приналежністю. Тому, у цій роботі статеві відмінності не враховувались. Також у даних форми нижньої щелепи присутній статистично значущий філогенетичний сигнал.

Міжвидова мінливість за промірами черепа, нижньої щелепи та зубів. Значна частка загальної дисперсії комплексів лінійних промірів черепа, тіла нижньої щелепи та зубів зумовлена загальним розміром організмів. Параметри щічних зубів, зокрема ширина щічних зубів, довжина жувальної поверхні молярного комплексу, висота хижацьких зубів та довжина верхнього хижацького зуба найбільше впливають на відмінності між екземплярами куницевих. Найбільш відмінними від інших є росомаха та калан. Росомаха відрізняється від інших висотою та довжиною хижацьких зубів, а калан – шириною хижацьких зубів та M1 і довжиною жувальної частини молярного комплексу. Трофічні категорії 2, 3 та 6 помітно гетерогенні. Калан, борсук і росомаха, на відміну від інших куницевих,

споживають значну кількість твердої або жорсткої їжі, тому, можливо, потребують віднесення їх до окремої трофічної категорії – дуурофагів.

Алометричні співвідношення. Як показав аналіз алометричних залежностей промірів щелепного апарату (перша головна компонента пояснює 94,75% мінливості) і форми нижньої щелепи (11% мінливості форми пов'язані з алометричним ефектом), найбільше пов'язані зі змінами розміру параметри щічних зубів, довжина ріжучої ділянки молярного комплексу та висота тіла нижньої щелепи в проміжку ММ. Найдрібніші куницеви мають збільшену ріжучу поверхню молярного комплексу, збільшену висоту хижацьких зубів та ікл, більш видовжений череп і ширші щелепи. А найкрупніші представники куницевих мають більш широкі щічні зуби, високе тіло нижньої щелепи в задньому кінці щелепи (в проміжку ММ) та більш видовжений симфіз, а також переміщений назад передній край жувальної ямки. Довжина черепу за масою тіла пов'язана негативною алометриєю (показано на літературних даних).

Форма поперечного перерізу тіла нижньої щелепи. Було проведено регресійний аналіз довжини нижньої щелепи на моменти опору поперечного перерізу між двома групами – *Mustela* і *Martes*. Відносні моменти опору у *Mustela* більші, ніж у *Martes* для всіх моментів опору. В моментах опору, що пов'язані з симфізом (Z_xC та Z_yC) швидкість зміни моментів прискорена у *Martes*, так що очікувані моменти співпадають на рівні великих куницевих (рис. 1). *Mustela* мають найбільші значення моментів опору серед всіх інших куницевих, особливо в проміжку РР. Ближче до дистального кінця нижньої щелепи значення Z_x калана і росوماхи наближаються до тренду *Mustela*.

Було проведено регресійний аналіз довжини нижньої щелепи на моменти опору поперечного перерізу тіла нижньої щелепи між трьома родинами – собачі, котячі і куницеви (рис. 2). Перетини трендів собачих, куницевих і котячих значущо відрізняються для всіх проміжків. Відносні значення моментів опору вищі у котячих і гієни, особливо для тварин великого розміру. Куницеви характеризуються тим, що моменти опору видів з короткими нижніми щелепами (представники *Mustela*) схожі (в проміжку РМ) чи навіть перевищують (в проміжку РР) значення моментів опору котячих. Зі збільшенням довжини нижньої щелепи тренд куницевих в цих проміжках наближається до тренду собачих. Значення моментів опору в проміжку ММ у куницевих в цілому більші, ніж у собачих. За розподілом кісткової тканини відносно дорсовентральної та медіалатеральної площини (відношення Z_x/Z_y) куницеви схожі на котячих та відрізняються від собачих (куницеви мають більш круглі поперечні перерізи тіла нижньої щелепи). Зростання величини відношення Z_x/Z_y , як свідчення великих сагітальних навантажень, спостерігається в проміжку ММ у собачих і куницевих, а у гієни – в проміжку РМ. У собачих і гієни це пов'язується з пристосуванням до розгризання кісток різними зубами: молярами у собачих, премолярами у гієни (Biknevicius, Ruff, 1992).

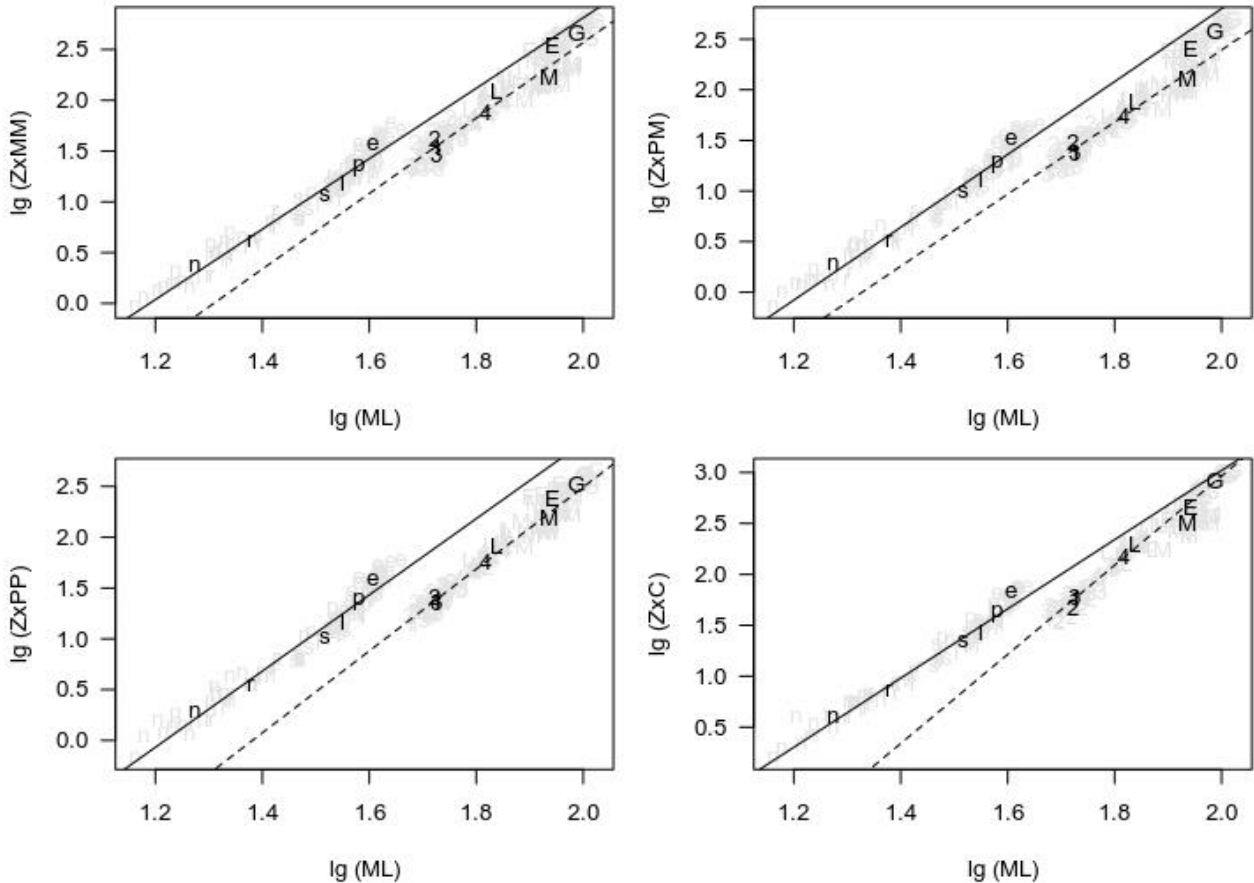


Рис. 1. Регресійний аналіз моментів опору відносно медіолатеральної площини Z_x для різних проміжків тіла нижньої щелепи та симфізу на довжину нижньої щелепи ML. Сірим кольором позначені значення особин, чорним кольором – видові середні значення. Аббревіатури видів: *E. lutris* = E; *G. gulo* = G; *M. meles* = M; *L. lutra* = L; *Martes*: *M. martes* = 1; *M. foinea* = 2; *M. zibellina* = 3; *M. flavigula* = 4; *Mustela*: *M. eversmani* = e; *M. putorius* = p; *M. lutreola* = l; *M. sibirica* = s; *M. erminea* = r; *M. nivalis* = n. Лінії регресії побудовані для двох груп: *Mustela* – суцільна лінія, *Martes* – пунктирна лінія. Схожі закономірності спостерігаються для моментів опору відносно медіолатеральної площини Z_y .

Форма поперечного перерізу тіла нижньої щелепи котячих і куницевих (великі Z_x та Z_y) забезпечує збільшення опору напруженням, які виникають під час потужних укусів іклами. Котячі як одиночні мисливці вбивають свою здобич тривалим укусом в шию, що призводить до удушення жертви або пошкодження центральної нервової системи. Куницеві також одиночні мисливці, які вбивають свою здобич стрімким укусом в потилицю (Ewer, 1973). Гіперхижі куницеві (представники *Mustela*), як крупні котячі, можуть вбивати здобич більшу за себе. Укріплене тіло нижньої щелепи в сагітальній площині (великі Z_x) у котячих і куницевих протистоїть великим сагітальним згинаючим навантаженням, які пов'язані з потужними вбиваючими укусами іклами. З іншого боку, поперечне укріплення тіла нижньої щелепи (великі Z_y) – результат протистояння

поперечному напруженню, джерелом якого виступає здобич, що чинить опір, яку хижак тримає в щелепах, та скручуючим напруженням від сил жувальних м'язів, які обертають щелепу вздовж осі (Biknevicius, Ruff, 1992).

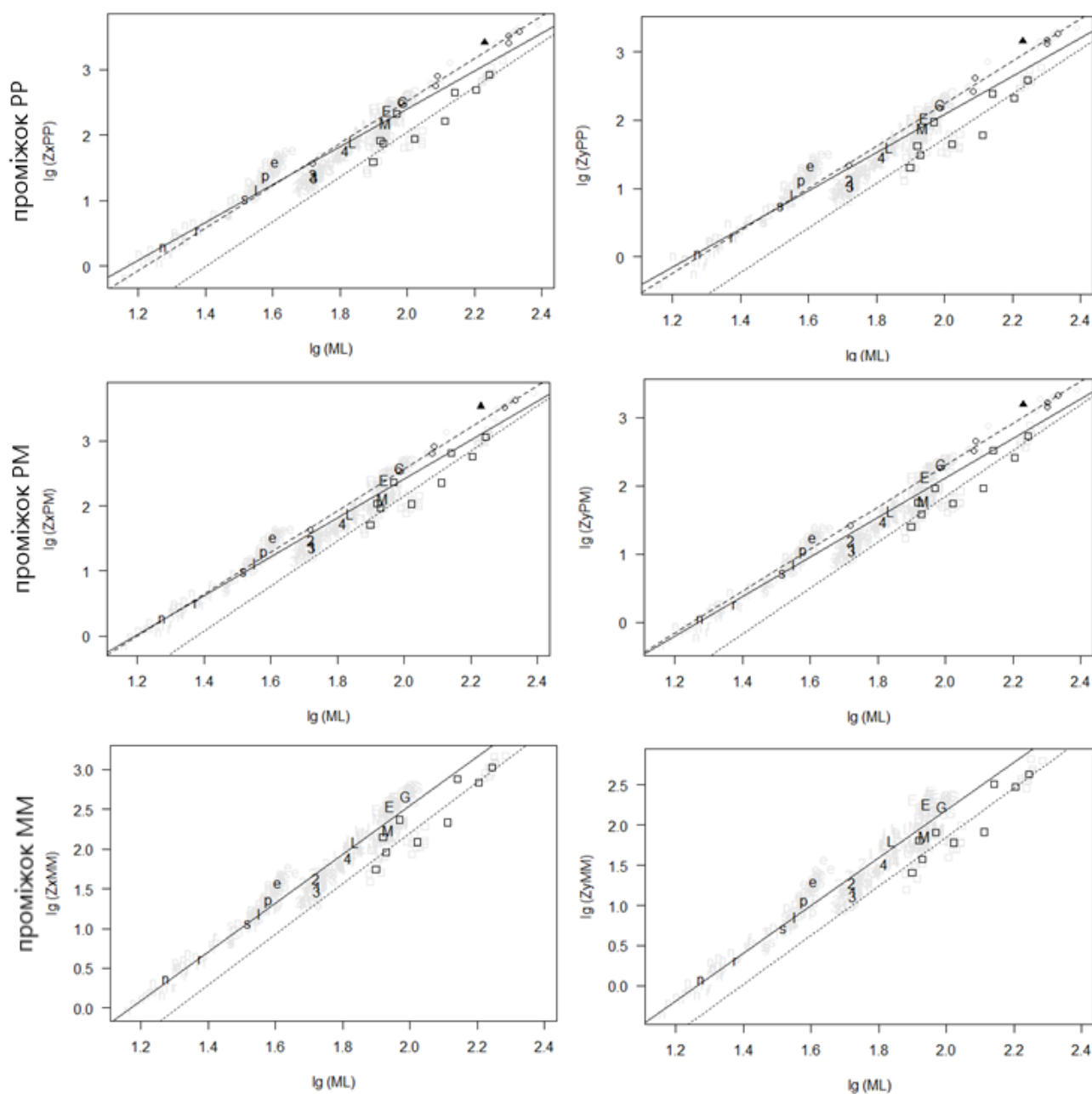


Рис. 2. Регресійний аналіз моментів опору Z_x та Z_y для різних проміжків тіла нижньої щелепи на довжину нижньої щелепи ML у різних родин ряду Carnivora. Колами позначені котячі, квадратами – собачі, чорним трикутником – гієна, куницеві позначені, як на рис. 1. Лінії регресії побудовані для трьох родин – котячих (дефісний пунктир), куницевих (суцільна лінія) та собачих (крапковий пунктир).

На відміну від котячих і куницевих, більшість собачих полюють на дрібну здобич, а ті види, що полюють на велику здобич, вбивають жертву зграєю,

виснажуючи її численними укусами (Ewer, 1973, Viknevičius, Valkenburgh, 1996). Більш витончена будова нижньої щелепи у більшості собачих відображає менші згинаючі і скручуючі сили як слідство більш слабких сил укусів і менш вимогливих методів вбивства (Viknevičius, Ruff, 1992). Більш всеїдні представники роду *Martes* мають, подібно до собачих, більш витончені тіла нижніх щелеп, проте, все одно, мають міцніші щелепи, ніж собачі. Укріпленні нижні щелепи гієни відображають великі навантаження від розгризання кісток премолярами. Укріплення тіла нижньої щелепи у собачих і гієнових відбувається за рахунок збільшення товщини коркової кісткової тканини під щічними зубами. Як показали рентген-знімки нижніх щелеп куницевих, у калана, росомахи і борсука також спостерігається збільшення товщини коркової кісткової тканини з вентральної сторони під молярами.

Міцність тіла нижньої щелепи та зубів куницевих. Про можливе максимальне навантаження на щелепний апарат можна судити за показниками міцності S , які залежать від діаметрів структур щелепи та довжини її функціональних ділянок, які визначають плече моменту. Міцність тіла нижньої щелепи і ікл найменша при косому згині – косий згин найнебезпечніший. У досліджених видів куницевих верхні ікла менш міцні, ніж нижні, окрім калана (табл. 2). Тіло нижньої щелепи в проміжку ММ має найменшу міцність серед інших проміжків тіла, окрім видри (міцність ММ не відрізняється від РМ). Отже, в тілі нижньої щелепи куницевих проміжок ММ є небезпечним перерізом.

Таблиця 2

Значення міцності при згині та при косому згині для міжзубних проміжків тіла нижньої щелепи та ікл

Види	S_x			S_{ob}			S_x		S_{ob}	
	PP	PM	MM	PP	PM	MM	LC	UC	LC	UC
<i>G. gulo</i>	18,39	12,80	9,34	8,49	6,10	3,26	5,78	4,60	3,79	2,82
<i>E. lutris</i>	17,80	10,64	8,61	7,33	5,05	4,03	2,95	3,33	1,91	2,11
<i>M. meles</i>	10,10	6,11	4,64	4,56	2,57	1,83	2,71	2,08	1,59	1,25
<i>L. lutra</i>	6,18	3,78	3,79	2,79	1,86	1,75	2,03	1,43	1,21	0,98
<i>M. flavigula</i>	4,27	2,73	2,44	1,93	1,31	0,95	1,47	1,28	0,87	0,73
<i>M. martes</i>	1,75	1,31	1,23	0,78	0,60	0,50	0,83	0,59	0,52	0,35
<i>M. zibellina</i>	1,84	1,33	1,11	0,81	0,59	0,45	0,86	0,56	0,55	0,34
<i>M. foina</i>	2,02	1,69	1,56	0,94	0,79	0,65	0,93	0,64	0,58	0,40
<i>M. eversmani</i>	5,28	2,78	1,87	2,52	1,32	0,89	0,73	0,53	0,47	0,33
<i>M. putorius</i>	3,41	1,75	1,17	1,61	0,87	0,53	0,57	0,48	0,36	0,30
<i>M. lutreola</i>	2,26	1,27	0,88	1,07	0,62	0,37	0,48	0,35	0,31	0,22
<i>M. sibirica</i>	1,92	1,11	0,72	0,90	0,53	0,30	0,47	0,31	0,29	0,19
<i>M. erminea</i>	0,91	0,52	0,37	0,44	0,26	0,17	0,24	0,13	0,15	0,08
<i>M. nivalis</i>	0,64	0,38	0,27	0,31	0,19	0,12	0,15	0,08	0,10	0,05

Примітка: S_x – міцність при згині відносно осі x , S_{ob} – міцність при косому згині; PP, PM, MM – міжзубні проміжки тіла нижньої щелепи; LC – нижнє ікло, UC – верхнє ікло.

У досліджених куницевих верхній хижацький зуб (Pm4) має меншу міцність, ніж нижній (m1), окрім видри та калана. При обчисленні критичних значень сил укусу враховуються межі міцності матеріалів, що дозволяє порівнювати міцність різних структур жувального апарату. При стиску з розколюванням хижацькі зуби витримують менші навантаження, ніж при згині відносно осі у (табл.3). Тому, для порівняння максимальних (критичних) навантажень, які може витримати щелепний апарат куницевих, були використані структури з найменшими показниками міцності: тіло нижньої щелепи в проміжку ММ під час згину, верхні та нижні хижацькі зуби під час стиску з розколюванням та верхні та нижні ікла під час згину.

Таблиця 3

Значення критичної сили укусу під час згину та стиску з розколюванням для хижацьких зубів

Види	F_{crby}		F_{crc}	
	m1	Pm4	m1	Pm4
<i>G. gulo</i>	6530,51	4266,93	1457,47	1166,78
<i>E. lutris</i>	17575,81	22282,09	1609,23	1608,34
<i>M. meles</i>	4286,22	3768,94	775,77	518,16
<i>L. lutra</i>	3308,24	5057,24	629,14	737,65
<i>M. flavigula</i>	1525,27	1404,80	404,84	385,87
<i>M. martes</i>	1084,71	704,93	272,56	199,96
<i>M. zibellina</i>	1024,54	733,94	250,45	204,06
<i>M. foina</i>	1217,26	880,97	299,67	232,31
<i>M. eversmani</i>	718,61	580,18	194,69	165,40
<i>M. putorius</i>	617,33	497,76	181,95	155,14
<i>M. lutreola</i>	519,90	413,26	152,74	128,13
<i>M. sibirica</i>	438,75	336,59	129,69	109,99
<i>M. erminea</i>	256,93	180,85	75,97	58,38
<i>M. nivalis</i>	159,07	129,35	46,03	40,13

Примітка: F_{crby} - критична сила укусу при згині відносно осі у, F_{crc} - критична сила укусу при стиску; m1 – нижній хижацький зуб, Pm4 – верхній хижацький зуб.

У більшості видів тіло нижньої щелепи в проміжку ММ витримує найменше навантаження серед інших структур щелепного апарату, окрім світлого тхора, у якого хижацькі зуби більш вразливі, ніж проміжок ММ, а верхнє ікло однаково вразливе, останнє стосується і ласки, а також окрім росوماхи, борсука і темного тхора, у яких верхній хижацький зуб має схожі значення критичних сил з проміжком ММ (рис. 3).

Запаси міцності щелепних структур невеликі, у більшості випадків менші 2, що можна пояснити постійним пристосуванням живих структур до навантажень, а також це може бути пов'язане з завищеними значеннями обрахованих за черепом сил укусу (методика Томасона потребує вдосконалення).

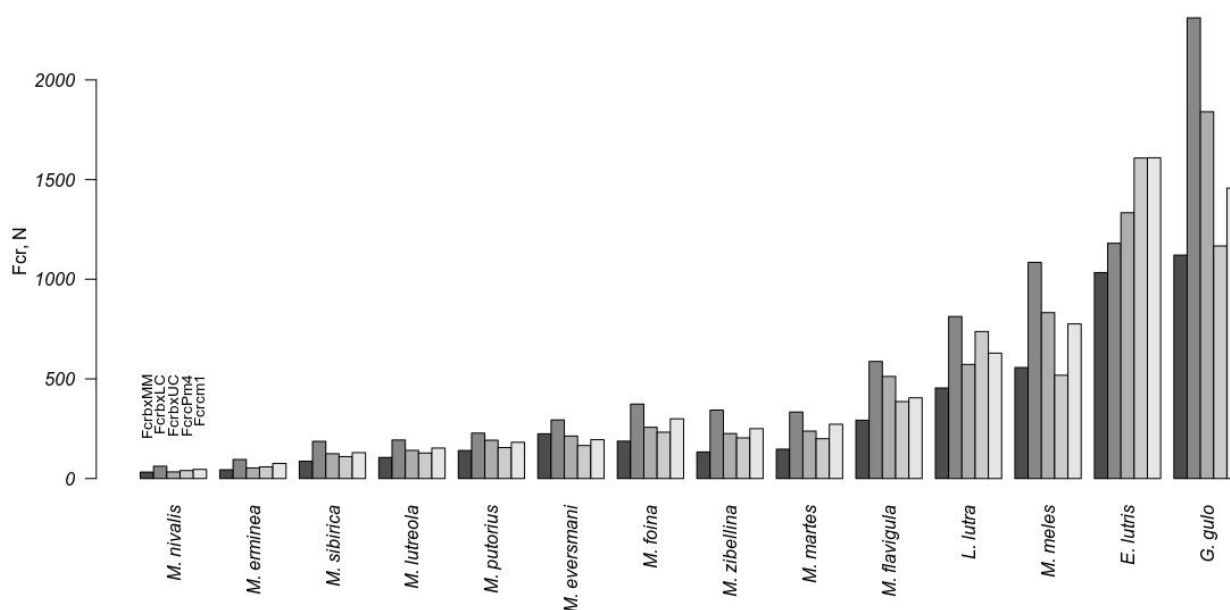


Рис. 3. Середньовидові значення критичних сил укусу F_{cr} тіла нижньої щелепи в проміжку ММ, хижацьких зубів та ікл куницевих.

Необхідність збільшувати міцність при згині залежить від двох параметрів: трофічної спеціалізації (спосіб полювання, твердість харчових об'єктів, розмір здобичі) та згинаючого моменту (співвідношення сили укусу та довжини плеча моменту, який залежить і від довжини щелепи). Отже, куницеві з короткими щелепами не тільки мають зменшений важіль, а значить механічну перевагу для жувальних м'язів, а ще й зменшений згинаючий момент, що збільшує міцність тіла нижньої щелепи. Укріплене тіло нижньої щелепи (великі Z_x та Z_y) разом із вкороченням щелеп забезпечує механізм зміцнення нижньої щелепи для збільшення опору силам укусу іклами (Viknevičius, Ruff, 1992). Видовжені щелепи втрачають певні механічні переваги, проте дозволяють розміщувати більшу кількість зубів і краще схоплювати дрібну здобич. Часті ушкодження верхівок зубів, очевидно, пов'язані з іншими навантаженнями, які діють вздовж довгої осі зуба під час укусу і спричинюють стиск або зсув в тонкій ділянці верхівки зуба. Укріплення переднього краю нижньої щелепи (за іклами) у гіперхижаків та заднього краю щелепи (під молярами) у дуорофагів важко пояснити тільки опором при згині – можуть мати істотний вплив деформації зсуву в цих ділянках, а також на товщину переднього краю нижньої щелепи впливає довжина кореня ікла (як показали рентген-знімки).

Форма нижньої щелепи та трофічна спеціалізація. Аналіз основних компонентів (РСА) проводили для вивчення змін форми нижньої щелепи. Дві перші РС в основному пов'язані зі змінами форми гілки нижньої щелепи, довжиною премолярного ряду та зміщенням жувальної ямки (рис. 4). РС1 та РС2 відокремлюють *M. meles*, *E. lutris* та *L. lutra* від інших куницевих. Незважаючи на те, що *E. lutris* і *L. lutra* знаходяться в одній кладі, вони протилежні в РС2. А *G. gulo* знаходиться серед *Mustela*. РС3 описує зміни довжини та висоти премолярного ряду, довжини m2 та розрізувальної області молярів та відокремлює м'ясоїдів (*Mustela*, *Gulo*) від всеїдних (*Martes*) (рис. 5). *G. gulo*, близький родич *Martes*, також

близький до *Mustela* вздовж PC3. Варто зазначити, що *M. flavigula*, який є більш хижим серед *Martes*, розміщений ближче до м'ясоїдів вздовж PC3.

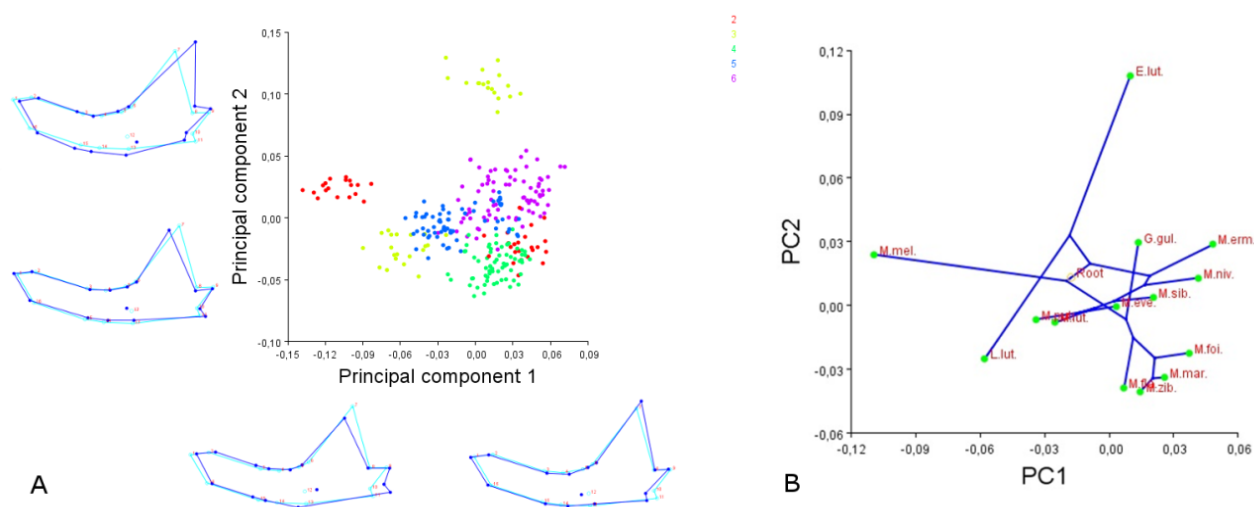


Рис. 4. Мінливість форми нижньої щелепи вздовж PC1 та PC2. А – Розподіл особин куницевих у просторі PC1 та PC2, забарвлено за трофічними категоріями; каркасні діаграми нижніх щелеп показують найбільші відхилення форми за головними компонентами (темний контур) від усередненої форми (світлий контур); В – Розподіл середніх конфігурацій видів з відображенням філогенетичних відносин між видами.

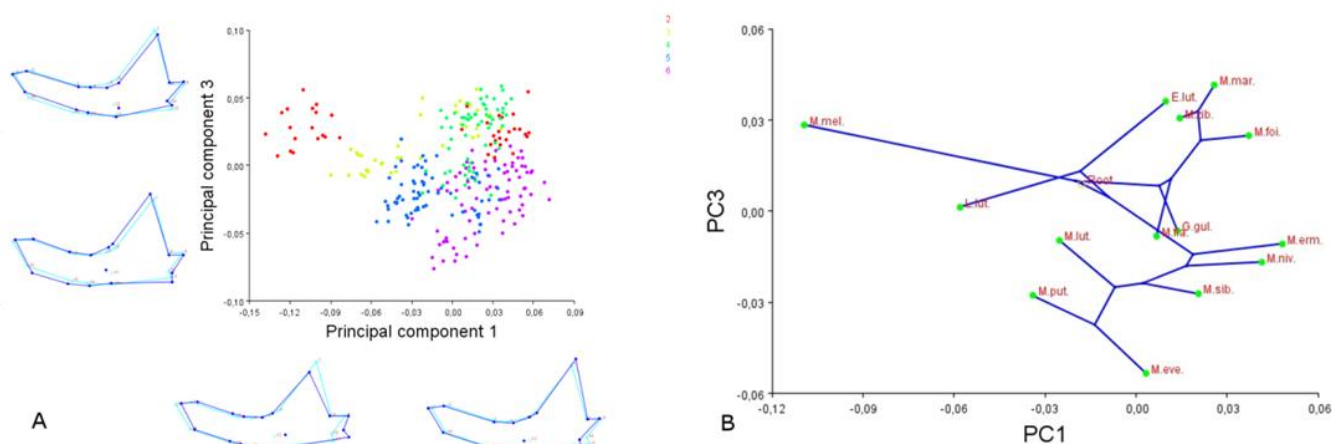


Рис. 5. Мінливість форми нижньої щелепи вздовж PC1 та PC3. А – Розподіл особин куницевих у просторі PC1 та PC3, забарвлено за трофічними категоріями; В – Розподіл середніх конфігурацій видів з відображенням філогенетичних відносин між видами.

В аналізі канонічних змінних (CVA) перші дві канонічні змінні (CV) чітко розділили види на 4 групи: (i) *Martes*, (ii) *Mustela* + *Gulo*, (iii) *Lutra*, (iv) *Meles* + *Enhydra* (рис. 6). Хижі куницеві (*Mustela*) відрізняються від інших трофічних груп своїми великими хижацькими зубами, збільшеною розрізувальною областю молярів і високим нижньощелепним тілом під іклами. *M. meles* та *E. lutris* подібні високим тілом під молярами, зменшеною розрізувальною областю (зі збільшеною

давильною областю молярів), вкороченою нижньою щелепою. Більш всеїдні куницеві (*Martes*) мають найбільш довгу і тонку щелепу і середні хижацькі зуби.

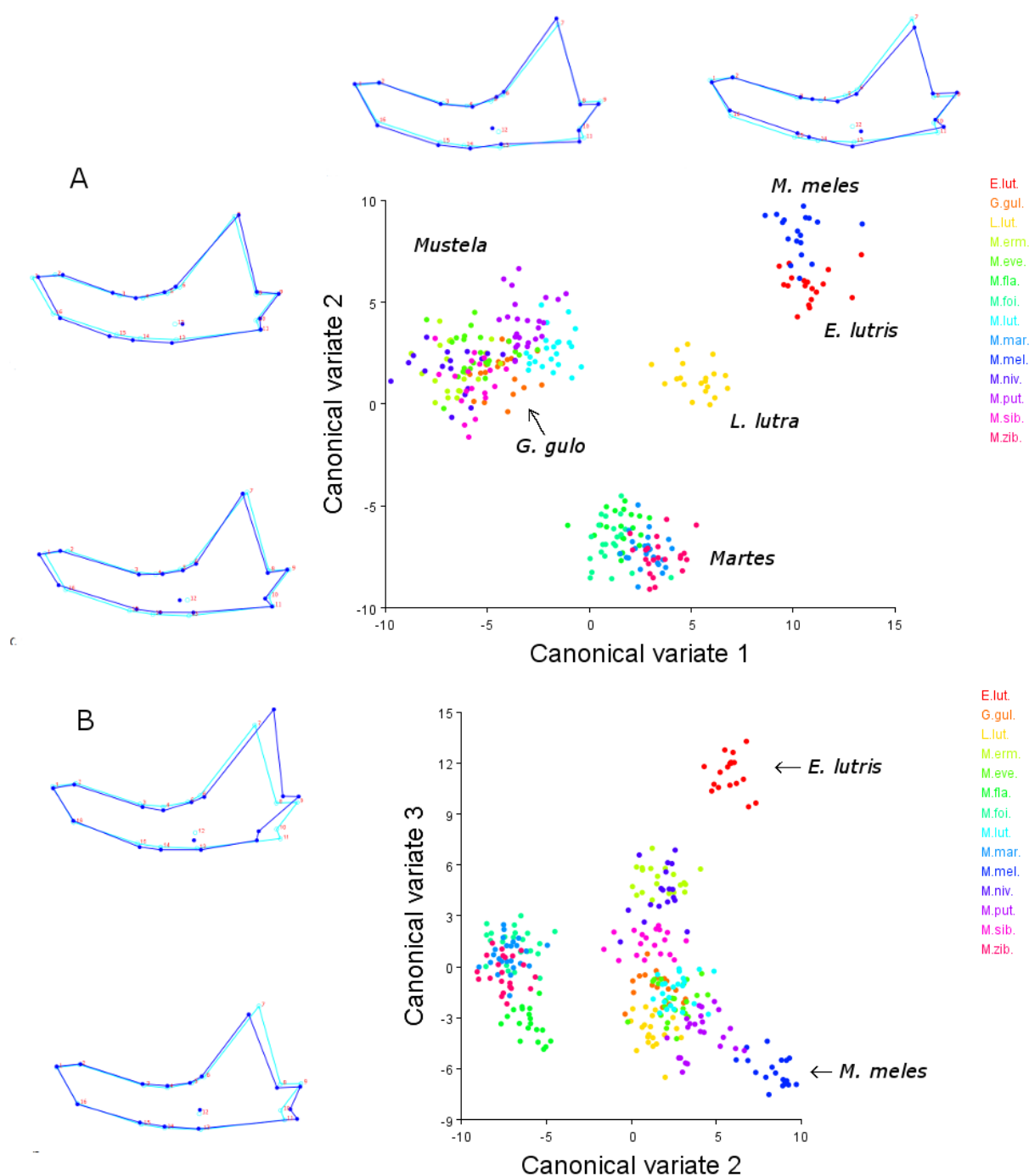


Рис. 6. Розподіл особин куницевих у просторі перших трьох канонічних змінних: А – у просторі CV1 та CV2; В – у просторі CV2 та CV3. Зміни форми нижньої щелепи по відношенню до усередненої форми показані як каркасні діаграми.

Видра є проміжною за всіма ознаками і відокремлена від інших груп. *G. gulo* знову знаходиться серед *Mustela* по формі нижньої щелепи, але має високе тіло під молярами, як у *Meles* та *Enhydra*. Калан і борсук займають місце в екстремальних показниках CV3, яка пов'язана з формою гілки нижньої щелепи. У палеарктичних куницевих спостерігаються два типи висхідної гілки – вузька і довга (калан) і

широка і коротка (борсук). Обидва типи гілки присутні як у близькоспорідних видів, так і у видів зі схожою трофічною спеціалізацією.

Твердість харчових об'єктів не враховується класифікацією Christiansen, Wroe (2007). У світлі вивчення впливу дієти на жувальний апарат, трофічна класифікація повинна відображати об'єкти живлення, які найбільше навантажують жувальний апарат (найбільш тверда або жорстка або велика здобич). Отже, у дисертації пропонується інша трофічна класифікація: дуурофаги (види, які зазвичай харчуються твердою або жорсткою їжею; див. Figueirido et al., 2013), рибоїдні, всеїдні та хижі, яких можна розділити на м'ясоїдів, що спеціалізуються на середній здобичі або на великій здобичі.

Можна побачити конвергентну еволюцію серед *E. lutris* та *M. meles* або серед *G. gulo* та *Mustela* як гіперхижих видів або серед *G. gulo* та *E. lutris* та *M. meles* в їх адаптації до споживання твердої їжі. У деяких випадках близькоспорідні види істотно відрізняються за своїми трофічними уподобаннями (*E. lutris* та *L. lutra*; *Martes* та *Gulo*). З іншого боку, види родів *Martes* та *Mustela* зберігають подібну трофічну спеціалізацію.

Інтеграція та модульність нижньої щелепи. Гіпотеза двох модулів (поділ на нижньощелепне тіло та гілку) з жувальною ямкою, як частиною нижньощелепного тіла, найкраще пояснює загальну дисперсію форми щелепи куницевих. Коваріація між модулями нижча для скоригованих за розміром, ніж для нескоригованих даних форми, припускаючи, що модульність є більш очевидною, коли ефекти алометрії видаляються з даних форми (табл. 4). У випадку трьох модулів корекція розміру збільшує інтеграцію між трьома модулями. Включення жувальної ямки в нижньощелепне тіло також є розподілом з мінімальною коваріацією.

Таблиця 4

RV коефіцієнти та їхні рівні значущості на основі перестановочного тесту для розділень нижньої щелепи на два та три модулі для некоригованих даних форми, даних після розмірної та філогенетичної корекції. Рівні значущості з невірогідними RV коефіцієнтами виділені жирним шрифтом

Дані форми	Два модулі				Три модулі			
	Гіпотеза H ₁		Гіпотеза H ₂		Гіпотеза H ₁		Гіпотеза H ₂	
	RV	p	RV	p	Множ. RV	p	Множ. RV	p
Нескориговані	0,231	0,003	0,284	0,005	0,249	0,001	0,318	0,026
Залишки регр.	0,201	0,003	0,231	0,002	0,278	0,003	0,336	0,054
РІС	0,382	0,006	0,482	0,133	0,424	0,024	0,520	0,239

Примітка: Гіпотеза H₁ – коли жувальна ямка частина нижньощелепного тіла. Гіпотеза H₂ – коли жувальна ямка частина нижньощелепної гілки.

В нижній щелепі куницевих найбільше інтеграції між нахилом гілки та довжиною нижньощелепного тіла, розміщенням жувальної ямки (найбільші

оцінки PLS1). Слід зазначити, що калан далекий від загального тренду в PLS1. Живлення твердими об'єктами, очевидно, призводить до деяких відмінностей від закономірностей інтеграції інших куницевих.

ВИСНОВКИ

1. Схожість у будові нижньої щелепи в досліджених видів куницевих може бути зумовлена як спільним походженням, так і схожою трофічною спеціалізацією видів, які не є близько спорідненими. Екологічні особливості досліджуваних видів частково визначаються їх еволюційною історією.

2. Тіло і гілка нижньої щелепи по-різному реагують на трофічну спеціалізацію у досліджених видів куницевих: форма тіла нижньої щелепи корелює з раціоном, тоді як форма гілки може кардинально відрізнитися у різних видів однієї трофічної групи.

3. Взаємозв'язки між геометрією поперечного перерізу щелепи та трофічною спеціалізацією в межах родини Mustelidae схожі на закономірності в межах ряду Carnivora в цілому. Дрібні куницеви (представники роду *Mustela*) схожі на котячих, більш всеїдні (представники роду *Martes*) – схожі на собачих, калан, борсук та росомаха мають ознаки дуорофагів.

4. У гіперхижих куницевих (рід *Mustela*) більші значення моментів опору поперечного перерізу, ніж у інших куницевих, особливо в передній ділянці тіла нижньої щелепи. Калан та росомаха ближче до *Mustela* за показниками моментів опору в задній ділянці нижньої щелепи.

5. Для більшості досліджених видів куницевих менші показники міцності виявлено для таких структур: тіло нижньої щелепи під молярами під час згину (порівняно з іншими проміжками), верхні хижацькі зуби під час стиску з розколюванням (порівняно з нижніми хижацькими зубами) та верхні ікла під час згину (порівняно з нижніми іклами). У більшості куницевих верхній хижацький зуб (Pm4) має меншу міцність, ніж нижній (m1), верхні ікла менш міцні, ніж нижні.

6. Більш ймовірно, що нижня щелепа складається з двох модулів – тіла нижньої щелепи та гілки нижньої щелепи. Проте, дані не дозволяють повністю виключити трьохмодульну гіпотезу. Жувальна ямка найімовірніше належить до модуля нижньощелепного тіла.

СПИСОК ПРАЦЬ, ОПУБЛІКОВАНИХ ЗА ТЕМОЮ ДИСЕРТАЦІЇ

1. Ільєнко М., Романюк Г. Порівняння жувального апарату представників родини Собачих та плямистої гієни (*Crocuta crocuta*) // Вісник Київського національного університету імені Тараса Шевченка. «Біологія». – 2010. – Вип. 55. – С. 49 – 50. (Особистий внесок: концепція роботи, морфометрія, написання тексту, ілюстрацій, обговорення).

2. Романюк Г. Вплив трофічної стратегії на структуру нижньої щелепи у представників ряду Carnivora // Вісник Київського національного університету імені Тараса Шевченка. «Біологія». – 2010. – Вип. 56. – С. 13 – 14.

3. Романюк Г. Сила жувальних м'язів і сила укусу куницевих (Mustelidae) // Вісник Львівського університету. Серія біологічна – 2011. – Вип. 57. – С. 195-199.
4. Romaniuk A. Functional and phylogenetic aspect in modularity of Palearctic Mustelids (Carnivora, Mustelidae) mandible // Vestnik Zoologii – 2018. – 52(2) – P. 165-176.
5. Romaniuk A. Shape variation of Palearctic mustelids (Carnivora: Mustelidae) mandible is affected both by evolutionary history and ecological preference // Hystrix It. J. Mamm. – 2018. – 29(1) – P. 87-94.
6. Романюк Г. В. Вплив трофічної стратегії на структуру нижньої щелепи у представників ряду Carnivora // Тези доповідей Конференції молодих дослідників-зоологів – 2009. – Київ, 2009. – С. 46.
7. Романюк Г. В. Морфометричні особливості щелепного апарату представників ряду Carnivora у зв'язку з трофічною спеціалізацією // Зоологічна наука у сучасному суспільстві: Матеріали Всеукраїнської наукової конференції, присвяченій 175-річчю заснування кафедри зоології. – К.: Фітосоціоцентр, 2009. – С. 387 – 391.
8. Романюк Г. Особливості жувального апарату куницевих (Mustelidae) // Збірник тез VII Міжнародної наукової конференції студентів і аспірантів «Молодь і поступ біології». – Львів, 2011. – С. 195-199.
9. Романюк Г. Деякі особливості жувального апарату куницевих (Mustelidae) XVIII Теріологічної школи-семінару «Морфологічна мінливість ссавців та збереження їх різноманіття». – Крим, 2011.
10. Романюк Г. В. Особенности геометрии нижних челюстей некоторых куньих (Mustelidae) // Тези доповідей Конференції молодих дослідників-зоологів – 2012. – Київ, 2012. – С. 27-28.
11. Романюк А. Особенности нижних челюстей куньих (Mustelidae) // Тезисы докладов XX Международной конференции студентов, аспирантов и молодых ученых «Ломоносов-2013»: секция «Биология». – Москва, 2013. – С. 139.
12. Romaniuk A., Ghazali M., Dzeverin I. 2019. Strength Indicators, Shape Variation and Modularity of Palearctic Mustelids (Carnivora: Mustelidae) Mandible. – International Congress of Vertebrate Morphology (ICVM). Journal of Morphology. – 280(S1). – p. S210. (*Особистий внесок: концепція роботи, морфометрія, написання тексту, ілюстрацій, обговорення*)

Романюк Г. В. Морфофункціональні особливості жувального апарату куницевих (Mustelidae, Carnivora) Палеарктики. – Рукопис.

Дисертація на здобуття наукового ступеня кандидата біологічних наук за спеціальністю 03.00.08 – зоологія. – Інститут зоології ім. І. І. Шмальгаузена НАН України, Київ, 2021.

На вибірці з 290 екземплярів досліджені мінливість та міжвидові відмінності щелепного апарату 14 видів сучасних куницевих (Mustelidae) Палеарктики у зв'язку з їхніми трофічними спеціалізаціями. Були використані стандартні морфометричні методи, методи геометричної морфометрії та біомеханічні підходи. Відмінності в будові та формі структур жувального апарату відображають відмінності у раціоні тварин, відносному розмірі здобичі, споживанні їжі різної твердості. Статевий диморфізм присутній, але непомітний порівняно з видовими відмінностями у куницевих. Параметри щічних зубів найбільше впливають на відмінності між екземплярами куницевих. За розподілом кісткової тканини в тілі нижньої щелепи всередині родини куницевих спостерігаються такі ж закономірності, що і всередині ряду хижих: представники *Mustela* близькі до котячих, що свідчить про схожі навантаження на щелепи від потужних укусів під час вбивства великої здобичі (відносно розміру хижака), а представники *Martes* наближаються до собачих. Хижі представники куницевих мають зміцнені щелепи, особливо в передньому кінці, збільшені хижацькі зуби, довшу розрізувальну поверхню m1, всеїдні мають більш тонкі та довгі щелепи, а в куницевих, які живляться твердими об'єктами, нижні щелепи потовщуються під молярами. У калана і борсука збільшено жувальну поверхню молярного комплексу. Рибоїдна видра за ознаками щелепного апарату займає проміжне положення серед інших трофічних груп. У куницевих спостерігаються два типи висхідної гілки незалежно від трофічної спеціалізації або спорідненості. За показниками міцності оцінено, які максимальні навантаження можуть витримати різні структури щелепного апарату. Короткі щелепи мають механічні переваги не тільки для жувальних м'язів, а ще й завдяки зменшеному згинаючому моменту, що збільшує міцність тіла нижньої щелепи. Найбільш ймовірно, нижня щелепа містить два модулі – тіло та висхідну гілку з жувальною ямкою віднесеною до тіла нижньої щелепи. Проте, можливо, хоча й менш ймовірно, що щелепа містить три або більшу кількість модулів.

Ключові слова: куницеві, хижі, геометрична морфометрія, трофічна спеціалізація, міцність, критична сила, модульність.

Romaniuk, H. V. Morphofunctional features of the masticatory apparatus of Palearctic mustelids (Mustelidae, Carnivora). – A manuscript.

A thesis to obtain the scientific degree of Candidate of Biological Sciences (Doctor of Philosophy) in the specialty 03.00.08 – Zoology. – I. I. Schmalhausen Institute of Zoology, National Academy of Sciences of Ukraine, Kyiv, 2021.

290 specimens of 14 extant Palearctic mustelid species (genus *Enhydra*, *Gulo*, *Meles*, *Lutra*, *Martes*, *Mustela*) were analyzed. 43 variables were measured from mustelids masticatory apparatus: 7 cranial measurements, 20 mandible measurements and 16 teeth measurements. A set of 16 two-dimensional landmarks was digitized on the

mandibles. Also the biomechanical strength indicators such as bending moments, strength, critical bite force of the mandibles and teeth were calculated. Sexual dimorphism is present in the size, shape of the mandible, linear measurements and biomechanical indicators, but too small in comparison with species differences in mustelids. The parameters of the cheek teeth, in particular the width of the cheek teeth, the length of the crushing area of the molar complex, the height of the carnassials and the length of the upper carnassial have the greatest influence on the differences between specimens.

Within Mustelidae, the same patterns are observed as within Carnivora: the hypercarnivorous have strengthened mandibles, especially at the front edge, the omnivorous have thinner and longer mandibles, and the durophagous mustelids, which feed on tough objects, have thickened mandibles under the molars. For the distribution of bone tissue in the mandibular corpus (section moduli), *Mustela* are close to felids, which indicates similar loads on the jaws from powerful bites during the killing of large prey (relative to the size of the predator), and *Martes* are close to canids. According to the strength indicators, it was estimated what maximum loads can withstand different structures of the jaw apparatus. Short mandibles have mechanical advantages not only for the masticatory muscles, but also due to the reduced bending moment, which increases the strength of the mandibular corpus.

Two types of the ascending ramus mandibulae are observed in mustelids – long and narrow one (sea otter-like), and short and wide one (badger-like). Both types of the ramus are present both in closely related species and in species with similar trophic specialization. Carnivorous mustelids (*Mustela*) differ from other trophic groups in relatively large carnassial, increased slicing area of m1, and high mandibular corpus under the canines. More omnivorous mustelids (*Martes*) have the longest and the thinnest lower jaw premolar region. But the lower jaw shape of *Martes flavigula* is closer to meat-eaters. The largest mustelids (*Enhydra lutris*, *Meles meles*, *Gulo gulo*) differ in lower jaw shape although they are all adapted to tough food but they have similar features as strengthened corpus under molar complex. Piscivorous *Lutra lutra* is intermediate in all the features and differs from the other groups. *L. lutra* with *Mustela lutreola* have the sloping forward ramus that with the posterior location of masseteric fossa possibly associates with fish consumption. The differences in mandibular traits of the studied species are partly determined both by their evolutionary history and ecological preferences.

To investigate morphological integration and modularity in mustelid mandible, several hypotheses were tested: two and three-modules with the masseteric fossa included in corpus or ramus of the mandible. The data support the two-module hypothesis (subdivision into the alveolar region and the ascending ramus) with masseteric fossa included in corpus. The correction for allometry reduces covariation for the mustelid mandibles. Correction for phylogeny increases integration of mustelid mandible.

Key words: Mustelidae, Carnivora, geometric morphometrics, trophic specialization, strength, maximum loads, modularity.