

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

Кваліфікаційна наукова
праця на правах рукопису

РОМАНЮК ГАННА В'ЯЧЕСЛАВІВНА

УДК 591.471.4:599.742.4

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

Спеціальність 03.00.08 – зоологія

Подається на здобуття наукового ступеня кандидата біологічних наук.

Дисертація містить результати власних досліджень. Використання ідей, результатів і текстів інших авторів мають посилання на відповідне джерело.

Г. В. Романюк

Науковий керівник Дзеверін Ігор Ігорович, д. б. н., с. н. с.

Київ – 2021

АНОТАЦІЯ

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.

Сучасним куницевим (Mustelidae Fischer, 1817) властиве велике екоморфологічне різноманіття, що відображає пристосованість до різних звичок і середовищ існування. Високий ступінь міжвидового різноманіття виявляється в трофічних стратегіях куницевих, тому вони чудовий модельний об'єкт для дослідження трансформації жувального апарату в процесі адаптації до різних раціонів. Адаптації щелепного апарату до жувальних функцій та трофічної поведінки у представників Carnivora широко досліджені. У дисертації проаналізовано закономірності мінливості щелепного апарату у зв'язку з трофічними спеціалізаціями всередині родини Mustelidae.

Було проаналізовано 290 екземплярів 14 сучасних видів куницевих Палеарктики (роди *Enhydra*, *Gulo*, *Meles*, *Lutra*, *Martes*, *Mustela*). Для порівняння в деяких випадках були використані 16 видів інших родин Carnivora: представників родин собачих, котячих та гієнових. Використана трофічна класифікація Christiansen, Wroe (2007). Була використана модель консольної балки із гомогенного матеріалу з еліптичним поперечним перерізом для вивчення міцності тіла нижньої щелепи та ікл. Всього виконано 43 проміри: 7 промірів черепа, 20 промірів нижньої щелепи та 16 промірів зубів. На нижніх щелепах було оцифровано набір з 16 двовимірних міток для вивчення мінливості форми нижньої щелепи, а також модульності та інтеграції. Були обраховані біомеханічні показники міцності нижньої щелепи та зубів такі, як моменти опору, міцність, критична сила укусу. Візуалізацію та аналіз даних проведено в

статистичній системі R (R Core Team, 2018), програмах MorphoJ 1.06d (Klingenberg, 2011) та PAST 2.17 (Hammer et al., 2001).

Вклад статі в загальну мінливість лінійних промірів, функціональних показників щелепного апарату та форми нижньої щелепи незначний, тому в роботі нехтуємо статевими відмінностями і беремо загальний масив даних. Параметри щічних зубів такі, як ширина щічних зубів, довжина жувальної поверхні, висота хижацьких зубів та довжина верхнього хижацького зуба найбільше впливають на відмінності між екземплярами куницевих. Трофічні категорії 2, 3 та 6 помітно гетерогенні. *E. lutris*, *M. meles*, *G. Gulo*, на відміну від інших куницевих, споживають значну кількість твердої або жорсткої їжі, тому, можливо, потребують віднесення їх до окремої трофічної категорії – дурофагів (ті, які живляться твердою їжею).

Як показав аналіз алометричних залежностей, найдрібніші куниці 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 та більш видовжений симфіз, а також переміщений назад передній край жувальної ямки.

Всередині родини Mustelidae спостерігаються схожі закономірності як у Carnivora: гіперхижі мають укріплені нижні щелепи, особливо в передньому кінці, всеїдні мають більш тонкі та витягнуті нижні щелепи, а дурофаги мають потовщені нижні щелепи під молярами. За розподілом кісткової тканини в тілі нижньої щелепи (за моментами опору поперечного перерізу) представники роду *Mustela* ближче до котячих, що свідчить про схожі навантаження на щелепи від потужних укусів під час вбивства великої здобичі (відносно розміру хижака), а представники роду *Martes* ближчі до собачих. Як показали рентген-знімки нижніх щелеп куницевих, у *E. lutris*, *M. meles* та *G. gulo* спостерігається збільшення товщини коркової кісткової тканини з вентральної сторони під молярами, як було показано для собачих та гієнових іншими авторами.

Для більшості видів менші показники міцності мають такі структури: тіло нижньої щелепи в проміжку ММ під час згину порівняно з іншими проміжками, верхні хижацькі зуби під час стиску з розколюванням порівняно з нижніми хижацькими зубами (окрім *E. lutris* та *L. lutra*) та верхні ікла під час згину порівняно з нижніми іклами (окрім *E. lutris*). У більшості видів тіло нижньої щелепи в проміжку ММ витримує найменше навантаження серед інших структур щелепного апарату (інших проміжків і зубів). Куниці 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.

У палеарктичних куницевих спостерігаються два типи висхідної гілки – вузька і довга (як у калана) і широка і коротка (як у борсука). Обидва типи гілки присутні як у близькоспоріднених видів, так і у видів зі схожою трофічною спеціалізацією. Хижі куниці (*Mustela*) відрізняються від інших трофічних груп більшим хижацьким зубом, збільшеною розрізувальною поверхнею m1 і високим тілом нижньої щелепи під іклами. Більш всеїдні куниці (*Martes*) мають найбільш довгі та тонкі нижні щелепи. За формою нижньої щелепи *M. flavigula* ближча до м'ясоїдів. Найкрупніші куниці (*E. lutris*, *M. meles*, *G. gulo*) відрізняються один від одного за формою нижньої щелепи, хоч вони і адаптовані до споживання твердої їжі. Проте, вони мають і спільні риси такі, як укріплене тіло нижньої щелепи під молярами. Рибоїдна *L. lutra* є проміжною за всіма ознаками і відокремлена від інших груп. *L. lutra* та *M. lutreola* мають нахилену вперед гілку нижньої щелепи з переміщеною назад жувальною ямкою, що, ймовірно, пов'язане зі споживанням риби.

У дослідженнях впливу раціону на жувальний апарат трофічна класифікація повинна відображати об'єкти живлення, які найбільше навантажують щелепний апарат (найбільш тверда або велика здобич). Тому у дисертації пропонується інша трофічна класифікація, яка також відображає твердість їжі: дуорофаги, рибоїдні, всеїдні та хижі, яких можна розділити на

м'ясоїдів, що спеціалізуються на середній здобичі або на великій здобичі. Різниці в параметрах нижньої щелепи досліджених видів частково пов'язані як з еволюційною історією, так і з екологічними уподобаннями.

Для дослідження модульності нижньої щелепи 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 дві додаткові гіпотези: до нижньощелепного тіла чи до нижньощелепної гілки відноситься передній край жувальної ямки. Гіпотеза двох модулів з жувальною ямкою, як частиною нижньощелепного тіла, найкраще пояснює загальну дисперсію форми нижньої щелепи куницевих. Корекція на алометрію зменшує коваріацію в нижній щелепі. Філогенетична корекція збільшує інтеграцію нижньої щелепи.

Ключові слова: Mustelidae, Carnivora, щелепний апарат, геометрична морфометрія, трофічна спеціалізація, моменти опору, міцність, максимальне навантаження, форма нижньої щелепи, модульність, інтеграція.

ABSTRACT

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.

Extant mustelids (Mustelidae Fischer, 1817) are rather diverse in ecology and morphology due to the adaptation to different habits and habitats. A high degree of variation is found in dietary strategies of mustelids, therefore, mustelids are an excellent model object for studying the transformation of the jaw apparatus in the process of adaptation to different diets. Adaptations of jaw apparatus in Carnivora to masticatory function and feeding habits have been extensively researched. The patterns

in variation of the jaw apparatus in connection with trophic specializations within the family Mustelidae are studied in the thesis.

290 specimens of 14 extant Palearctic mustelid species (genus *Enhydra*, *Gulo*, *Meles*, *Lutra*, *Martes*, *Mustela*) were analyzed. For comparison in some cases, 16 species of other families Carnivora were used: representatives of canids, felids and hyenids. The trophic classification of Christiansen & Wroe 2007 was used. A model of cantilever beam from homogeneous material with an elliptical cross section was used to study the strength of the mandible corpus and canines. 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 to study variation of mandible shape and modularity and integration of mustelid mandible. Also the biomechanical strength indicators such as bending moments, strength, critical bite force of the mandibles and teeth were calculated. Data visualization and analysis were performed using such software packages as R (R Core Team, 2018), MorphoJ 1.06d (Klingenberg, 2011) and PAST 2.17 (Hammer et al., 2001).

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. Trophic categories 2, 3 and 6 are noticeably heterogeneous. *E. lutris*, *M. meles*, *G. gulo*, in contrast to other mustelids, consume a significant amount of tough food, so they may need to be assigned to a separate trophic category – durophagous (which feed on tough objects).

As shown by the study of allometry, the smallest mustelids have an increased slicing area of the molar complex, increased height of carnassials and canines, elongated skull and wider jaws, and the largest mustelids have wider cheek teeth, high

mandible corpus at the posterior end, a more elongated symphysis, and moved back the anterior edge of the masseteric fossa.

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 have thicken 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. X-rays of the mustelids mandibles have shown an increase in the thickness of the cortical bone tissue on the ventral side under the molars in *E. lutris*, *M. meles* and *G. gulo*, as shown for canids and hyenids by other authors.

For the most species, the following structures have the lowest strength: the mandible corpus at the MM interdental gape during bending compared to other gapes, the upper carnassial during compression with cleavage compared to the lower carnassial (except of *E. lutris* and *L. lutra*) and the upper canines during bending compared to lower canines (except of *E. lutris*). In most species, the mandible corpus at the MM interdental gape can withstand the least loads among other structures of the jaw apparatus (other gapes and teeth). 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 *M. flavigula* is closer to meat-eaters. The largest mustelids (*E. lutris*, *M. meles*, *G. 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 *L. lutra* is intermediate in all the features and differs from the other groups. *L. lutra* with *M. lutreola* have the sloping forward ramus that with the posterior location of masseteric fossa possibly associates with fish consumption.

In the light of the study of effect of diet on the jaw apparatus, a trophic classification should reflect the food items most loading the jaw apparatus (the most hard/tough or large prey). So, another feeding categorization is proposed, which considers feed hardness too: durophagous, piscivorous, omnivorous and carnivorous which can be divided into meat eaters specializing in medium-sized prey, and meat eaters specializing in large prey. 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 masseteric fossa included in the 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, jaw apparatus, geometric morphometrics, trophic specialization, bending moment, strength, maximum loads, mandible shape, modularity, integration.

СПИСОК ПРАЦЬ, ОПУБЛІКОВАНИХ ЗА ТЕМОЮ ДИСЕРТАЦІЇ

Статті у наукових фахових виданнях

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.

Тези доповідей і матеріали конференцій

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*)

ЗМІСТ

АНОТАЦІЯ.....	2
ABSTRACT.....	5
СПИСОК ПРАЦЬ, ОПУБЛІКОВАНИХ ЗА ТЕМОЮ ДИСЕРТАЦІЇ.....	9
ВСТУП.....	15
РОЗДІЛ 1. ОГЛЯД ЛІТЕРАТУРИ.....	20
1. 1. Основні трофічні стратегії хижаків (ряд Carnivora) та пристосування жувального апарату до вбивства і споживання здобичі.....	20
1. 2. Навантаження на череп та нижні щелепи хижаків.....	22
1. 3. Еволюційна історія Mustelidae.....	25
1. 4. Особливості раціонів та будови жувального апарату куницевих.....	26
1. 5. Дослідження нижньої щелепи методами геометричної морфометрії. Інтеграція та модульність нижньої щелепи.....	30
РОЗДІЛ 2. МАТЕРІАЛИ ТА МЕТОДИ.....	34
2. 1. Матеріали роботи.....	34
2. 2. Біомеханічна модель жувального апарату.....	37
2. 3. Схема промірів.....	39
2. 4. Визначення моментів опору поперечного перерізу тіла нижньої щелепи та зубів.....	44
2. 5. Оцінка міцності нижньої щелепи та зубів.....	46
2. 6. Визначення критичної сили укусу.....	48
2. 7. Обчислення запасу міцності нижньої щелепи та зубів.....	49
2. 8. Статевий диморфізм.....	50
2. 9. Аналіз алометрії.....	50
2. 10. Міжвидові відмінності у промірах черепа, нижньої щелепи та зубів.....	51
2. 11. Опис форми нижньої щелепи методом геометричної морфометрії.....	52
2. 12. Оцінка мінливості форми нижньої щелепи.....	54

2. 13. Модульність та інтеграція.....	54
2. 14. Оцінка модульності та інтеграції з корекцією на філогенію.....	56
РОЗДІЛ 3. СТАТЕВИЙ ДИМОРФІЗМ.....	58
3. 1. Загальні положення.....	58
3. 2. Статевий диморфізм у промірах щелепного апарату куницевих.....	59
3. 3. Статевий диморфізм у функціональних показниках.....	60
3. 4. Статевий диморфізм у формі нижньої щелепи куницевих.....	61
РОЗДІЛ 4. МІЖВИДОВА МІНЛИВІСТЬ ЗА ЛІНІЙНИМИ ПРОМІРАМИ.....	63
РОЗДІЛ 5. АЛОМЕТРИЧНІ СПІВВІДНОШЕННЯ.....	67
5. 1. Багатовимірна алометрія промірів щелепного апарату.....	67
5. 2. Вплив алометрії на мінливість форми нижньої щелепи.....	69
5. 3. Обговорення.....	71
РОЗДІЛ 6. ФОРМА ПОПЕРЕЧНОГО ПЕРЕРІЗУ ТІЛА НИЖНЬОЇ ЩЕЛЕПИ	
6. 1. Моменти опору поперечного перерізу Z куницевих.....	73
6. 2. Відношення Z_x/Z_y у куницевих.....	76
6. 3. Порівняння куницевих з деякими іншими родинами ряду Carnivora.....	77
6. 4. Обговорення.....	81
6. 4. 1. Трофічні спеціалізації хижаків та моменти опору поперечного перерізу тіла нижньої щелепи.....	81
6. 4. 2. Пристосування тіла нижньої щелепи до поїдання твердої їжі представників родини собачих, гієни та деяких куницевих.....	83
6. 4. 3. Профілі тіла нижньої щелепи куницевих.....	86
РОЗДІЛ 7. МІЦНІСТЬ ТІЛА НИЖНЬОЇ ЩЕЛЕПИ ТА ЗУБІВ КУНИЦЕВИХ	
7. 1. Міцність S	93
7. 2. Критичні сили укусу F_{cr}	96
7. 3. Запаси міцності k	98
7. 4. Обговорення.....	99
7. 4. 1. Згинаючі моменти і міцність тіла нижньої щелепи.....	99
7. 4. 2. Запаси міцності щелепних структур куницевих.....	101

7. 4. 3. Міцність зубів куницевих.....	102
7. 4. 4. Нижня щелепа як балка рівного напруження (або міцності) при згині.....	105
7. 4. 5. Чому у гіперхижаків укріплений передній кінець нижньої щелепи?.....	107
7. 4. 6. Чому у хижаків зігнуті нижні щелепи та ікла?.....	108
7. 4. 7. Чому збільшується висота заднього кінця нижньої щелепи у дуорофагів?.....	109
РОЗДІЛ 8. ФОРМА НИЖНЬОЇ ЩЕЛЕПИ ТА ТРОФІЧНА СПЕЦІАЛІЗАЦІЯ	
8. 1. Вплив таксономії, статі, трофіки та філогенії на форму нижньої щелепи.....	111
8. 2. Багатовимірна мінливість форми нижньої щелепи Mustelidae.....	111
8. 3. Міжвидові та трофічні відмінності.....	114
8. 4. Обговорення.....	116
8. 4. 1. Точність методів.....	116
8. 4. 2. Трофічна класифікація видів куницевих.....	117
8. 4. 3. Трофічні спеціалізації досліджуваних видів куницевих.....	119
8. 4. 4. Типи висхідної гілки у куницевих.....	123
8. 4. 5. Відповідність між еволюційною історією та трофічною спеціалізацією.....	125
РОЗДІЛ 9. ІНТЕГРАЦІЯ ТА МОДУЛЬНІСТЬ НИЖНЬОЇ ЩЕЛЕПИ.....	
9. 1. Еволюційна алометрія.....	129
9. 2. Модульність нижньої щелепи.....	129
9. 3. Інтеграція тіла і гілки нижньої щелепи.....	132
9. 4. Еволюційна інтеграція.....	134
9. 5. Обговорення.....	134
9. 5. 1. Кількість модулів в нижній щелепі куницевих.....	134
9. 5. 2. До якого з модулів належить жувальна ямка?.....	136
9. 5. 3. Вплив алометрії на модульний поділ нижньої щелепи.....	136

9. 5. 4. Інтеграція та раціон.....	137
9. 5. 5. Еволюційна інтеграція.....	138
ВИСНОВКИ.....	140
ПЕРЕЛІК ВИКОРИСТАНИХ ДЖЕРЕЛ.....	141
ДОДАТОК А.....	153
ДОДАТОК Б.....	154
ДОДАТОК В.....	156

ВСТУП

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 відобразитися 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.

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 – куницеві (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.

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).

Наукова новизна отриманих результатів

Вперше були досліджені особливості поперечного перерізу тіла нижньої щелепи у куницевих Палеарктики та порівняно куницевих з іншими родинями 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 112 – латиницею) та 3 додатків. Загальний обсяг роботи – 156 сторінок, з яких основна частина дисертації викладена на 125 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. Лебедєву, 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.

РОЗДІЛ 1. ОГЛЯД ЛІТЕРАТУРИ

1.1. Основні трофічні стратегії хижаків (ряд *Carnivora*) та пристосування жувального апарату до вбивства і споживання здобичі

Раціони хижих тварин ряду *Carnivora* складаються головним чином із хребетних тварин, яких вони захоплюють, вбивають і подрібнюють, що спричинює навантаження на жувальний апарат хижаків. Для успіху хижаку треба впоратись з двома головними задачами: вбити здобич та спожити тушу (Viknevcicius, Van Valkenburg, 1996). Хижаки відрізняються стратегіями здобування їжі. Куницеви вбивають швидким укусом в потилицю, котячі вбивають одним сильним, проникаючим укусом за горло, щоб задушити жертву, тоді як собачі і гієнові – як правило, групові мисливці, які вбивають певною кількістю неглибоких укусів (Ewer, 1973; Viknevcicius, Ruff, 1992; Viknevcicius, Van Valkenburg, 1996). Котячі більше споживають м'які тканини (міофаги), тоді як собачі і гієнові додатково споживають великі кістки (Viknevcicius, Ruff, 1992). В ситуаціях, коли потрібне швидке поглинання їжі, як серед членів виводка або дорослих, які живляться разом після вбивства, відбір повинен схвалити розвиток довшого леза і більшої сили укусу (Van Valkenburgh, 2007). Розмір та морфологія лицьового скелета та зубної системи визначені в значній мірі, якщо не повністю, вимогами трофічних звичок тварин (Roberts, Tattersall, 1974).

За Turnbull (1970) жувальний апарат плацентарних хижаків належить до спеціалізованої групи I ("carnivore-shear", або тип «ножиці»), коли закриття щелеп відбувається прямим шарнірним рухом з невеликими або відсутніми рухами вперед, назад або в сторони. Характеризується розвиненими спеціалізованими протилежними зубами, які ріжуть як ножиці. М'язи щелеп сильні, швидкодіючі, але узагальненого типу. Жувальний м'яз компенсує панування скроневого самостійно, без крилоподібних м'язів. Спеціалізація відбувається головним чином завдяки зубній системі. Видозмінені хижацькі зуби (m1 і Pm4) та великі ікла - це

риси, загальні для всіх хижаків, тоді як гострота гребнів та відносна пропорція розрізувальної та жувальної ділянок нижніх молярів представляють пристосування до різних звичок живлення (Ewer 1973; Biknevičius, Van Valkenburgh 1996; Van Valkenburgh 2007).

Схоплення та вбивство здобичі здійснюється передніми зубами. Ікла сучасних хижаків завдають удару і ріжучих поранень (Biknevičius, Van Valkenburg, 1996). Глибоке поранення іклами для забезпечення сильного утримання здобичі, яка чинить опір, типове для котячих і куницевих (Ewer, 1973). У куницевих один з найпотужніших укусів серед хижих (Radinsky, 1981a). Собачі використовують ікла, щоб робити рвані або колоті поранення, які призводять до великих розривів, які сильно кровоточать і приводять до швидкої загибелі здобичі (Biknevičius, Ruff, 1992). Плямисті гієни вбивають подібно собачим, наносять багаторазові, відносно поверхневі та швидкі укуси іклами (Kruuk, 1972). Однак, їхні ікла за формою більше подібні котячим, що може бути пов'язане з близькістю ікл до премолярів, якими гієни розгризають кістки (Biknevičius, Van Valkenburg, 1996).

У споживанні здобичі головну роль грають щічні зуби. Хижацькі зуби – верхній Pm4 та нижній m1 – мають лезоподібні модифікації у більшості хижаків (Ewer, 1973, Biknevičius, Van Valkenburg, 1996, Абеленцев, 1968). Вони використовуються для розділення м'якої, але міцної їжі, як наприклад, шкіра і м'язи. Морфологія хижацького зуба може бути високоінформативною щодо дієти хижаків (Van Valkenburgh, 2007). Інші моляри часто видозмінюються для розгризання кістки і інших твердих харчових об'єктів у хижих Carnivora (Biknevičius, Van Valkenburg, 1996). Гієни обробляють тверду їжу, використовуючи масивні премоляри (Biknevičius, Ruff, 1992; Biknevičius, Van Valkenburg, 1996).

1.2. Навантаження на череп та нижні щелепи хижаків

Особливості механічного оточення, які включають консистенцію їжі і відмінності в трофічній поведінці, впливають на черепно-лицьовий скелет ссавців і форму окремих кісток в ньому (Radinsky, 1981; Viknevičius, Van Valkenburg, 1996). Кістка – жива тканина, яка протистоїть деформаціям, перебудовуючись у відповідь на своє механічне оточення після того, як зазнала деякий тип достатньої для сприйняття деформації (Pearson, Lieberman, 2004). Найсильніше м'язи напружуються під час укусу іклами та хижацькими зубами спричинюючи найбільші навантаження на щелепний апарат. Згин – головний наслідок навантажень на тіло нижньої щелепи під час обробки їжі (Viknevičius, Ruff, 1992). Укус іклами викликає дорзовентральну згинаючу деформацію в нижньощелепному тілі за іклами (Рис. 1.1.A, C). Щоб протистояти деформації згину кількість кісткової тканини повинна збільшуватись в площині дії навантаження (Viknevičius, Ruff, 1992; Viknevičius, Van Valkenburg, 1996). Боротьба між здобиччю і хижаком протягом захоплення здобичі спричинює складні навантаження значних величин на кістки щелепи та зуби. Найбільші з них, окрім дорзовентрального згину, – медіолатеральний згин, косий згин, а також кручення. Щоб збільшити опір таким деформаціям кісткова тканина повинна збільшуватись в букальних та/або лінгвальних ділянках (Viknevičius, Van Valkenburg, 1996) (Рис. 1.1B, D).

Укус хижацькими зубами під час споживання здобичі або розгризання кісток спричинює більш прогнозовані навантаження на щелепи та зуби (Viknevičius, Van Valkenburg, 1996). Розгризання або розрізання об'єктів живлення спричинює дорзовентральний згин нижніх щелеп за хижацькими зубами. Напруження від розгризання кісток краще відображає розподіл кортикальної кістки в тілі нижньої щелепи під молярами. Збільшення висоти нижньощелепного тіла та товщини кортикальної кісткової тканини дозволяє

краще опиратися дорзовентральному згину, який викликає найбільші напруження позаду від місця укусу (Biknevicius, Ruff, 1992).

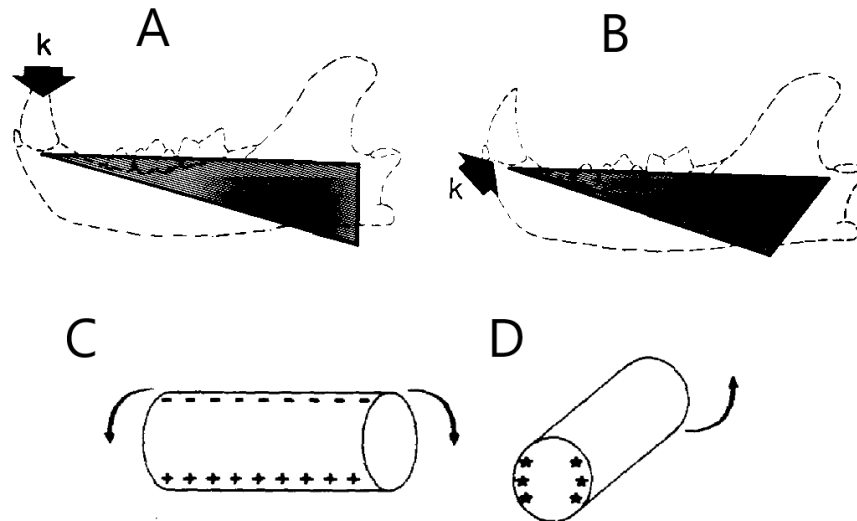


Рис. 1. 1. Навантаження на нижню щелепу та згинаючі моменти від укусу іклами. А – сагітальний згинаючий момент, В – поперечний згинаючий момент. Вертикальна стрілка – сагітальна сила, яка спричинює дорзовентральний згин тіла нижньої щелепи; коса стрілка – поперечна сила, яка спричинює медіолатеральний згин або косий згин тіла нижньої щелепи. С та D – схематичне зображення тіла нижньої щелепи у вигляді циліндру. Показано розподіл деформацій розтягу (---) та стиску (+++) під час згину; величини напруження найбільші в зовнішньому периметрі; щоб протистояти деформаціям згину, кісткова тканина повинна збільшуватись в цих ділянках. Щоб протистояти поперечним силам під час медіолатерального або косого згину, кісткова тканина повинна збільшуватись в медіолатеральних ділянках (***) . Рисунок адаптовано з Biknevicius, Ruff (1992) та Biknevicius, Van Valkenburg (1996).

Для оцінки деформацій і напруження в щелепному апараті під час його функціонування використовувались різні методи. Один з підходів – використання тензометрів, які приклеювались до поверхні кістки черепа або щелепи у різних місцях для реєстрації напрямку та величини головних деформацій під час навантажень з обов'язковим врахуванням напрямку і величини сил та місця прикріплення (наприклад, Lieberman et al., 2004a, b; Nylander, 1985; Thomason et al., 2001; Ross, Metzger, 2004; Herring et al., 2001; Daegling, Nylander, 1997). Альтернативний підхід – використання методу кінцевих елементів, де череп або нижню щелепу поділяють на велику кількість дрібних елементів кінцевих розмірностей (наприклад, Huiskes, 2000; Tseng, 2009; Preuschoft, Witzel, 2005; Ross et al., 2005; Wroe et al., 2007; Wroe, 2008; Bourke et al., 2008; Tseng, Binder, 2010). Тривимірна модель кінцевих елементів дозволяє визначити рівень і розподіл напруження і деформацій для даного набору сил м'язів, укусу і суглоба. Але цей метод не враховує неоднорідності механічних властивостей різних компонентів, тому вихідні дані цього методу доцільно порівнювати з експериментальними даними (Van Eijden, 2000). Синтетично-аналітичне зчеплення експериментальних даних з аналізом кінцевих елементів дає добру інтерпретацію черепної морфології (Jenkins et al., 2002). Для вивчення особливостей біомеханіки нижньої щелепи її моделюють як пряму або вигнуту балку (наприклад, Nylander, 1985; Biknevicius, Leigh, 1997; Biknevicius, Ruff, 1992; Biknevicius, Van Valkenburg, 1996; Thomason, 1991), як трикутники (Greaves 1983, 1985, 1991), череп як складний пів-циліндр (Covey, Greaves, 1994). Дослідження зубів хижаків обмежилися вивченням міцності ікл (Christiansen, Adolfssen, 2005; Christiansen, 2007 a, b; Van Valkenburgh, Ruff, 1987), пошкоджень та зносу ікл та хижацьких зубів (Evans, 2005; Van Valkenburgh et al., 1990; Van Valkenburgh, 2009), функціональних особливостей зубної системи (Dayan et al., 1992; Meachen-Samuels, Van Valkenburgh, 2009; Evans, Sanson, 2003; Greaves, 1983, 1985; Bryant, Russel, 1995; Biknevicius, Van Valkenburgh, 1996).

Міцність визначається як функція, обернено пропорційна напруженню при згині (Van Valkenburgh, Ruff, 1987; Christiansen, Adolfssen, 2005; Christiansen, 2007 a, b). Пізні автори розглядали міцність як без залучення сили укусу (Van Valkenburgh, Ruff, 1987; Christiansen, Adolfssen, 2005), тобто випадок рівної сили ($F = 1H$), так і з залученням обрахованої за методом сухих черепів (Thomason, 1991) сили укусу (Christiansen, Adolfssen, 2005; Christiansen, 2007 a, b).

1.3. Еволюційна історія Mustelidae

Родина куницевих – одна з найчисельніших за видами родин серед ряду Carnivora, яка нараховує 59 видів (Коефлі et al., 2008). Carnivora відомі в геологічному літописі починаючи з палеоцену (близько 63 мільйонів років тому); поділяються на дві головні гілки Caniformia та Feliformia (Flynn, 1998). Куницеві 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 (Коефлі et al., 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* (Коефлі et al. 2008; Sato et al. 2012; Catalano et al., 2014). 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 (Абелєнцев, 1968).

В межах ряду Carnivora неодноразово виникали і незалежно розвивались в різних кладах схожі екоморфи, які включали в себе котяче-подібних, гієно-

подібних та вовко-подібних гіперхижаків, так само як багато менш хижих форм, демонструючи конвергенцію. Є декілька причин повторення подібних форм: 1) є обмежена кількість шляхів екологічного розділення ніші хижаків; 2) матеріальні властивості тканин тварин (м'язів, шкіри, кісток) не змінилися з кайнозою (Van Valkenburgh, 2007). Різні форми нижньої щелепи хижих, ймовірно, розвивалися уздовж континууму від «примітивних» комахоїдних / всеїдних до спеціалізованих мисливців (Ewer, 1973). На зуби та черепні кістки можуть діяти досить різні тиски добору та генетичні обмеження або обмеження розвитку, і вони можуть припускати різні мікроеволюційні сценарії (Dayan et al., 2002). Відсутність послідовної схеми повної конвергенції серед гіперхижаків є результатом як функціональних, так і філогенетичних обмежень, що по-різному впливають на кожну окрему родину хижаків. Може еволюціонувати однакове морфологічне рішення для вирішення різних функціональних вимог, наприклад, кут відкриття щелепи, сила укусу та швидкість закриття щелепи, які є трьома різними - і певною мірою протилежними - функціональними характеристиками, які природний добір прагне покращити (Figueirido et al., 2011).

1.4. Особливості раціонів та будови жувального апарату куницевих

Представники роду *Mustela* – це, як правило, спеціалізовані хижаки з видовженими лезоподібними хижацькими зубами, добре розвиненими іклами і короткими, але потужними щелепами, які, як і котячі, одиночні мисливці і можуть полювати на здобич більшу себе. Проте, на відміну від котячих, у яких високий, широкий та короткий череп, куницеві мають довгий, низький і вузький череп, що певно пов'язане із звичкою переслідувати здобич у норах, що характерно для менших куницевих. На відміну від сильної виличної дуги котячих, слабка вилична дуга куницевих свідчить про менший вклад жувального м'яза. При стуленні щелеп задня частина скроневого м'язу бере на себе більшу частину функцій жувального. Це збільшує крутний момент, що діє на

нижньощелепний суглоб, коли використовуються хижацькі зуби, і призводить до розширення пре- і пост-гленоїдних відростків (Ewer, 1973).

Будова жувальних апаратів ласки (*Mustela nivalis*) та горностая (*Mustela erminea*) пристосована до функції сильної хватки, міцного утримання та швидкого вбивства живої здобичі. Функція жування відходить на другий план (Хиен, 1964). Зайцеподібні, гризуни і птахи можуть бути однаково важливі в раціоні горностая (Ewer, 1973), здебільшого, мишоподібні гризуни переважають (Новиков, 1956; Абеленцев, 1968), особливо водяна полівка (Аристов, Барышников, 2001). Раціон ласки схожий, проте частка дрібних ссавців вища (Ewer, 1973). Основна їжа ласки – дрібні мишоподібні гризуни (полівки та миші) (Корнеєв, 1954; Терновский, 1977), рідше водяними полівками, птахами (Новиков, 1956; Аристов, Барышников, 2001). З'їдає гризунів цілком, залишивши від своєї жертви лише шкуринку. Охоче живляться як молодими, так і дорослими ховрахами (Корнеєв, 1954). Може живитися молодими пацюками, зрідка навіть зайцями (Абеленцев, 1968). Колонок, *Mustela sibirica*, живиться в основному середніми та дрібними гризунами (Аристов, Барышников, 2001), головним чином водяною полівкою, проте, може вполювати і зайця-біляка (Новиков, 1956). Типовою рисою поведінки колонка є поїдання залишків здобичі інших хижаків, наприклад, залишків риби, недоїденої норкою (Терновский, 1977).

Горностай і особливо ласка здатні проникати в доволі вузькі нори гризунів. Колонок та степовий тхір змушені вдаватися до часткової розкопки нор дрібних і середніх гризунів. З будь-якого місця, де вдається зловити гризуна, вони несуть здобич в свою нору найкоротшим шляхом - навпростець. Максимальна дистанція по перенесенню здобичі становила для ласки 400 м, колонка 500 м і для горностая 550 м (Терновский, 1977).

У тхорів та норок жувальні апарати мають будову пристосовану не тільки до сильної хватки, але й до функції жування (Хиен, 1964). Тхір степовий, *Mustela eversmani*, живиться виключно тваринною їжею, переважно ховрахами,

хом'яками та мишоподібні гризунами. Винищує по степових річкових долинах водяних полівок (Корнєєв, 1954; Аристов, Барышников, 2001). Розмір здобичі до зайців включно (Новиков, 1956). Їжа лісового тхора, *Mustela putorius*, різноманітна, але переважають в ній мишоподібні гризуни, особливо полівки. Також поїдають ховрахів, водяних полівок, сірих пацюків, зайців (Корнєєв, 1954; Новиков, 1956; Абеленцев, 1968; Аристов, Барышников, 2001). Свою жертву тхір хапає за загривок і прокушує місце зчленування черепа з шиєю (Абеленцев, 1968).

Норка, *Mustela lutreola*, живиться водними тваринами (57% раціону), особливо взимку, та наземними тваринами, частка яких збільшується у літній період. В раціоні норки риба займає біля 57%, в основному це дрібна риба, проте, рідко може вполювати велику рибу (більше 20 см) (Терновский, 1977). Проте, риба не є необхідною, а якщо нестача гризунів, поїдає велику кількість жаб; може поїдати річкових раків і молюсків (Новиков, 1956). Провідне місце займають водяна полівка, полівки, птахи (Абеленцев, 1968; Аристов, Барышников, 2001).

Для видри, *Lutra lutra*, водні тварини мають основне значення у всі періоди року (частка водних тварин 97%, з яких 98% - це риба). Першорядне значення має риба середнього розміру (Терновский, 1977) і раки (Абеленцев, 1968), може вполювати і велику рибу до 5 кг (Новиков, 1956). Рибоїдні види куніцевих (в даному дослідженні – видра та норка) пристосовані до добування такої калорійною, але слизької здобичі, яку важко добувати і легко обробляти, як риба. В рухах нижньої щелепи особливу роль має відігравати схоплення і утримання здобичі швидким і різким приведенням нижньої щелепи (Хиен, 1964).

У видів роду *Martes*, що переходять до всеїдного живлення, жувальні апарати мають будову, пристосовану не тільки до схоплювання і вбивства живої здобичі, але і до обробки рослинної їжі, як то ягоди і плоди. У зв'язку зі збільшенням функції жування власні жувальні м'язи добре розвинені. Ікла і хижацькі зуби розвинені слабше, ніж у чисто м'ясоїдних видів, в той же час

корінні зуби і талонід нижніх хижацьких зубів добре розвинені і мають велику жувальну поверхню. В межах роду *Martes* від харзи до лісової куниці через кам'яну куницю і соболя спостерігається зменшення м'ясоїдності і збільшення всеїдності (Хиен, 1964). Лісова, *Martes martes*, та кам'яна, *Martes foina*, куниці живляться різноманітною тваринною (в основному мишоподібні гризуни, птахи) і рослинною їжею (плоди, ягоди), склад кормових об'єктів досить різноманітний як за розміром, так і за природою (Новиков, 1956; Абеленцев, 1968; Аристов, Барышников, 2001). У здобичі лісова куниця перегризає горло (Абеленцев, 1968). Соболю, *Martes zibellina*, живиться в основному дрібними гризунами, може нападати на зайців і ондатр; у великій кількості поїдає кедрові горіхи (Новиков, 1956; Аристов, Барышников, 2001). Харза, *Martes flavigula*, харчується переважно невеликими копитними, головним чином кабаргою, поросятами кабанів, телятами лосів, оленів, косуль; у великій кількості знищує дрібних ссавців (Новиков, 1956; Аристов, Барышников, 2001).

Жувальний м'яз у борсука, *Meles meles*, розвинений сильніше, ніж у чисто м'ясоїдних видів, і сила укусу значна у зв'язку зі зменшенням функції схоплення, утримання та боротьби з живою здобиччю і збільшенням функції жування завдяки значному споживанню рослинної їжі і безхребетних поряд з різноманітною тваринною їжею (Новиков, 1956; Абеленцев, 1968). Хижацькі зуби модифіковані для дроблення, кутні зуби і талонід нижніх хижацьких зубів мають жувальні поверхні з численними дрібними горбиками (Хиен, 1964; Ewer, 1973). Значне укрупнення всього жувального апарату і зубної системи ще пов'язано з функцією активного захисту від ворогів (Хиен, 1964).

Жувальний апарат росомахи, *Gulo gulo*, що живиться дрібними копитними і падлом, пристосований до жування, розрізання великих шматків м'яса великої здобичі, до сильного роздроблення великих і міцних кісток копитних (Хиен, 1964). Нападає на північних оленів, косуль, молодих лосів, але частіше харчується трупами тварин (північних оленів, лосів, ізюбрей), зарізаних

вовками (Новиков, 1956; Аристов, Барышников, 2001). Спостерігали, як росомаха несла в зубах лисицю вагою 4,5 кг на відстань 3 км (Абеленцев, 1968).

Найбільш екстремальну спеціалізацію з давлячим типом будови жувального апарату демонструє калан, *Enhydra lutris*, який харчується морськими їжаками, молюсками та крабами вкритими твердими панцирами (Новиков, 1956; Ewer, 1973; Аристов, Барышников, 2001). Сильно видозмінюється зубна система калана, спостерігається найвищий розвиток дроблячих молярів (Хиен, 1964; Ewer, 1973). Зуби у калана сплюснені, великі і мають велику жувальну поверхню з тупими горбками, і при рухах щелеп вони діють як жорна, пристосовані до роздавлювання твердих панцирів (Хиен, 1964).

Різні структури жувального апарату куницевих докладно досліджено (Fisher, 1941; Radinsky, 1981a,b; Riley, 1985; Greaves, 1985; Dayan et al., 1989; Van Valkenburgh et al., 1990; Covey, Greaves, 1994; Popowics, 2003; Christiansen, Adolfssen, 2005; Christiansen, Wroe, 2007; Van Valkenburgh, 2009). Проте, у більшості робіт досліджуються по декілька видів палеарктичних куницевих.

1.5. Дослідження нижньої щелепи методами геометричної морфометрії. Інтеграція та модульність нижньої щелепи

Нижня щелепа є сильним показником для розуміння трофічних адаптацій як у існуючих, так і у вимерлих хижаків (Greaves, 1983, 1985). Двовимірний аналіз форми нижньої щелепи в геометричній морфометрії може бути використаний для дослідження форми нижньої щелепи та її зв'язку з раціоном (Raia, 2004; Zelditch et al., 2004). У численних дослідженнях (Loy et al., 2004; Goswami et al., 2011; Meloro, 2011, 2012; Meloro, O'Higgins, 2011, Meloro et al., 2011; Figueirido et al., 2010, 2011, 2013; Prevosti et al., 2012; Catalano et al., 2014) розглядаються відмінності у формі щелеп представників Carnivora (включаючи куницевих) використовуючи підхід геометричної морфометрії. Ці дослідження зосереджуються головним чином на тому, як зміни форми нижньої щелепи у

Carnivora відображають адаптацію, пов'язану з жувальною функцією та трофічною поведінкою. Встановлено, що форма нижньої щелепи пов'язана з відносним розміром здобичі: види з більш короткими і міцними щелепами полюють на більшу здобич (подібну або більшу за розмір тіла хижака), а таксони з довгою і тонкою щелепою полюють на дрібну здобич (Echarri et al., 2017). Проте розмір нижньої щелепи має дуже незначний вплив на потенційну пристосованість хижаків до певних дієт, тоді як дієта впливає на форму нижньої щелепи (Meloro, O'Higgins, 2011).

Різна трофічна поведінка повинна відобразитися на спостережуваних відмінностях форми щелепи. Однак, конструкцію кістки слід визнати компромісом між механічними та спадковими факторами (Biknevicius, Ruff, 1992) або філогенетичними обмеженнями (Figueirido et al., 2013). Функціональні аспекти, такі як дієта, є ключовим фактором еволюції нижньої щелепи м'ясоїдних тварин, але також існує філогенетична закономірність, яку неможливо пояснити тільки різницею в харчуванні (Prevosti et al., 2012). Мелоро та Хіггінс (Meloro, O'Higgins, 2011) припускають, що на мінливість нижньощелепної форми у представників ряду Carnivora в першу чергу впливають великі еволюційні зміни, що відбуваються на рівні родини, і менше, але суттєво, екологічні адаптації. Не ясно, чи присутній філогенетичний сигнал у варіації форми нижньої щелепи у Mustelidae чи ця варіація пов'язана виключно з екологічною спеціалізацією.

Важливим завданням морфометричних досліджень є визначення, чи є структура єдиною інтегрованою одиницею чи складається з декількох окремих модулів, та оцінити гіпотези стосовно їхніх меж (Klingenberg, 2009). Методи геометричної морфометрії дають змогу вивчати морфологічну інтеграцію та модульність в різному порівняльному контексті. В цьому сенсі морфологічні модулі – це групи міток, які мінімально корелюють з іншими такими групами (Klingenberg, 2009).

Було помічено, що хижі та нехижі представники Carnivora значущо відрізняються за формою тіла нижньої щелепи, тоді як за формою гілки нижньої щелепи не спостерігається таких очевидних відмінностей між цими функціональними групами (Meloro et al., 2011). В моїй роботі також помітно, що тіло та гілка нижньої щелепи куницевих по різному відповідають на трофічні спеціалізації: форма тіла корелює з раціоном у куницевих, в той час як форма гілки сильно відрізняється у видів всередині трофічної групи.

Розділення нижньої щелепи на альвеолярну область та висхідну гілку було досліджено на щелепах миші рядом авторів використовуючи різні методи (напр., Mezey et al., 2000; Ehrich et al., 2003; Klingenberg et al., 2004; Klingenberg, 2009). Також ряд авторів (Monteiro et al., 2005; Márquez, 2008; Zelditch et al., 2008) розглядають можливість розділення нижньої щелепи на більше, ніж два модулі, зокрема розділення тіла нижньої щелепи на передню і задню частини. Інтегровані групи компонентів нижньої щелепи можуть бути реорганізовані в залежності від функціональних вимог під час еволюційних змін форми (Monteiro et al., 2005). Немає однозначності в питанні, до чого належить жувальна ямка – до альвеолярної частини нижньої щелепи чи до висхідної ямки. В дослідженнях Маркеса (Márquez, 2008) у різних видів якість розділення нижньої щелепи відповідно обох гіпотез була однаково високою.

Висновки до Розділу 1

Вбивство здобичі та обробка їжі найбільше навантажують жувальний апарат хижаків. Представники різних родин ряду Carnivora відрізняються стратегіями здобування їжі. Різні трофічні стратегії впливають на черепно-лицьовий скелет ссавців і форму окремих кісток в ньому. Згин – головний наслідок навантажень на тіло нижньої щелепи під час укусу іклами та хижацькими зубами. Щоб протистояти деформації згину кількість кісткової тканини повинна збільшуватись в площині дії навантаження.

Carnivora відомі в геологічному літописі починаючи з палеоцену (близько 63 мільйонів років тому). В межах ряду Carnivora неодноразово виникали і незалежно розвивались в різних кладах схожі екоморфи. Куницеві належать до Caniformia і демонструють екоморфологічну різноманітність, а також широко розповсюджені на різних континентах. 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*). Таким чином, куницеві можуть бути модельним об'єктом для дослідження трансформації щелепного апарату в процесі адаптації до різних раціонів. Широко використовуються різні біомеханічні підходи у вивченні жувального апарату тварин. Методи двовимірної геометричної морфометрії добре себе зарекомендували у дослідженнях форми нижньої щелепи та її зв'язку з раціоном.

РОЗДІЛ 2. МАТЕРІАЛИ ТА МЕТОДИ

2.1. Матеріали роботи

Було досліджено черепа та нижні щелепи дорослих самців і самок 14 сучасних видів куницевих Mustelidae фауни Палеарктики (Табл. 2. 1). Використовувалися колекції Палеонтологічного і Зоологічного музею Національного науково-природничого музею НАН України (ННПМ, Київ) та Зоологічного музею Московського державного університету ім. М. В. Ломоносова (ЗМ МГУ, Москва). Всього досліджено 290 екземплярів. Для морфометрії було взято черепа та нижні щелепи тільки дорослих, диких особин, з повним набором зубів, обох статей, з різних місць існування. Обирались особини з мінімальною стертістю зубів. Статеву належність особин було визначено за колекційними етикетками. Для *Mustela lutreola* та деяких екземплярів інших видів відомості про стать відсутні. Перевірку видової належності суперечливих особин було проведено за загальноприйнятими визначниками (Новиков, 1956, Абеленцев, 1968, Аристов, Барышников, 2001). Обиралась порівняна кількість екземплярів кожного виду. Географічні відмінності популяцій досліджених видів не розглядались, оскільки особини були приблизно з одних місць. Прийнята в роботі класифікація видів наведена в Додатку А. Списки проаналізованих особин надані в Додатку Б.

Трофічні категорії

Кожний вид був віднесений до певної трофічної категорії з літератури (Christiansen, Wroe, 2007). Були використані такі категорії як: всеїдні, рибоїдні, м'ясоїдні, які спеціалізуються на дрібній здобичі (маса здобичі складає до 20% від маси тіла хижака), м'ясоїдні, які спеціалізуються на середній здобичі (до маси тіла хижака), м'ясоїдні, які спеціалізуються на великій здобичі (маса здобичі часто перевищує масу тіла хижака). Перелік видів та їхня трофічна спеціалізація у таблиці 2. 1.

Таблиця 2. 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> (Linnaeus, 1758)	20 (7; 6)	18 (7; 6)	3
Росомаха, <i>Gulo gulo</i> (Linnaeus, 1758)	20 (9; 5)	19 (8; 5)	6
Видра річкова, <i>Lutra lutra</i> (Linnaeus, 1758)	20 (10; 8)	20 (10; 8)	3
Борсук європейський, <i>Meles meles</i> (Linnaeus, 1758)	22 (3; 5)	18 (1; 5)	2
Куниця лісова, <i>Martes martes</i> (Linnaeus, 1758)	20 (12; 5)	24 (13; 6)	4
Куниця кам'яна, <i>Martes foina</i> (Erxleben, 1777)	22 (12; 8)	23 (12; 9)	2
Соболь, <i>Martes zibellina</i> (Linnaeus, 1758)	23 (14; 7)	22 (14; 7)	4
Харза, <i>Martes flavigula</i> (Boddaert, 1785)	20 (8; 7)	19 (8; 6)	4
Тхір степовий, <i>Mustela eversmani</i> Lesson, 1827	23 (19; 0)	23 (18; 0)	6
Тхір лісовий, <i>Mustela putorius</i> Linnaeus, 1758	20 (14; 2)	24 (17; 1)	5
Норка європейська, <i>Mustela lutreola</i> (Linnaeus, 1761)	20 (0; 0)	23 (0; 0)	5
Колонок, <i>Mustela sibirica</i> Pallas, 1773	20 (11; 8)	19 (11; 7)	5
Горностай, <i>Mustela erminea</i> Linnaeus, 1758	20 (8; 6)	20 (8; 6)	6
Ласка, <i>Mustela nivalis</i> Linnaeus, 1766	20 (11; 6)	18 (9; 7)	6

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

Таблиця 2. 2

Досліджувані види, кількість екземплярів та трофічні категорії за Christiansen, Wroe (2007) інших родин ряду Carnivora: собачих, котячих та гієнових

Види	Кількість екземплярів	Трофічна категорія
Родина Canidae:		
Лисиця звичайна, <i>Vulpes vulpes</i>	10	4
Корсак, <i>Vulpes corsac</i>	6	
Песець, <i>Vulpes lagopus</i>	3	4
Вовк, <i>Canis lupus</i>	10	6
Койот, <i>Canis latrans</i>	1	4
Чагарниковий собака, <i>Speothos venaticus</i>	1	5
Гривастий вовк, <i>Chrysocyon brachyurus</i>	1	2
Гієноподібний собака, <i>Lycaon pictus</i>	1	6
Єнотоподібний собака, <i>Nyctereutes procyonoides</i>	12	2
Родина Felidae:		
Леопард, <i>Panthera pardus</i>	2	6
Лев, <i>Panthera leo</i>	3	6
Тигр, <i>Panthera tigris</i>	4	6
Пума, <i>Puma concolor</i>	3	6
Рись євразійська, <i>Lynx lynx</i>	1	6
Манул, <i>Otocolobus manul</i>	2	4
Родина Nyctenidae:		
Гієна плямиста, <i>Crocuta crocuta</i>	1	6

Оскільки в даній роботі вивчається вплив трофічної стратегії на різні структури жувального апарату куніцевих, в раціонах куніцевих береться до уваги здобич, яка максимально навантажує щелепний апарат, а не найбільш чисельні чи звичайні для певних періодів об'єкти живлення. Наприклад, в раціоні росوماхи споживання ягід може займати істотне місце в певні періоди

року, але нас в її раціоні цікавлять північні олені та лосі, кістки яких вона може розгризати.

Для порівняння в деяких випадках були використані інші родини Carnivora: представники родин собачих (9 видів), котячих (6 видів), гієнових (1 вид), усього 61 екземпляр (Табл. 2. 2).

2.2. Біомеханічна модель жувального апарату

Моделювання нижньої щелепи проведено за стандартними методиками (Biknevicius, Ruff, 1992; Biknevicius, Van Valkenburgh, 1996; Therrien, 2005) як консольної балки з одним закріпленим кінцем та одним вільним. Точкою опори закріпленого кінця є скронево-нижньощелепний суглоб. Оскільки, окрім безпосередньо компактною кістковою тканиною, губчаста тканина також приймає участь в опорі деформаціям внаслідок пружної стійкості тонкого компактного шару (Александр, 1970), нижня щелепа розглядається спрощено як консольна балка із гомогенного матеріалу з еліптичним поперечним перерізом (Рис. 2.1А, В).

В літературі використовується спрощена 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 (Van Valkenburgh, Ruff, 1987; Biknevicius, Van Valkenburgh, 1996; Christiansen, 2007a, b; Christiansen, Adolfssen, 2005; Vassallo et al., 2016). Точкою опори зуба є фактично весь корінь. Для спрощення точкою опори вважаємо шийку зуба – місце між коренем і коронкою, де закінчується опора кістковою тканиною (Рис. 2. 1С).

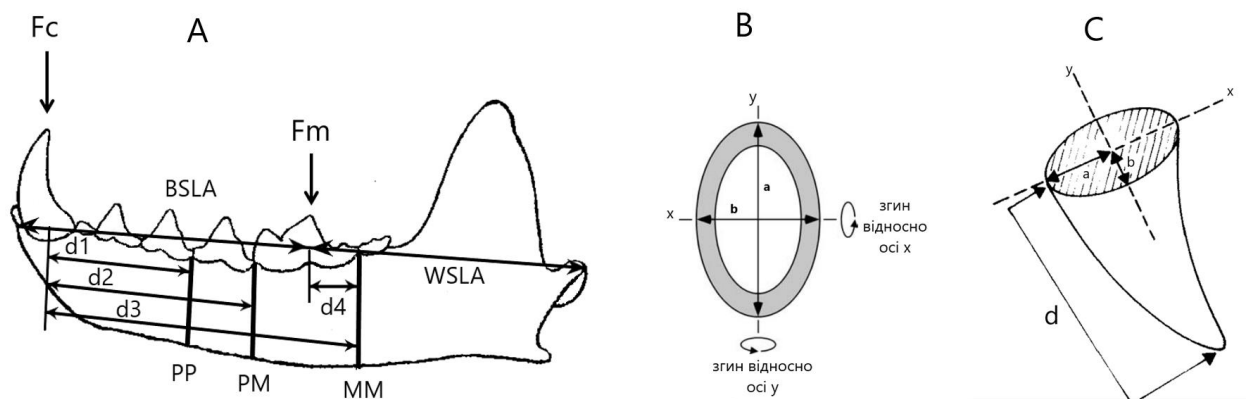


Рис. 2. 1. Моделювання жувацького апарату куницевих. А – модель нижньої щелепи (нижня щелепа *Martes martes* адаптована з Новиков (1956): d – плече згинаючого моменту, яке визначається від точки укусу до відповідного міжзубного проміжку тіла нижньої щелепи: d_1 – при укусі іклом для проміжку PP (can.PP), d_2 – при укусі іклом для проміжку PM (can.PM), d_3 – при укусі іклом для проміжку MM (can.MM), d_4 – при укусу m_1 для проміжку MM (carn.MM); WSLA – робоча сторона плеча важеля, BSLA – балансуєча сторона плеча важеля (див. Табл. 2. 4); F_c – навантаження на нижню щелепу під час укусу іклом, F_m – навантаження під час укусу m_1 . В – поперечний переріз тіла нижньої щелепи або ікла (за Therrien (2005)). С – модель ікла (адаптовано з Van Valkenburg, Ruff (1987): d – плече згинаючого моменту.

В дослідженні 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) (Никольский, 1997). Інші навантаження на щелепний апарат, окрім пов'язаних з харчовою поведінкою, вважаються малими і ігноруються в цій моделі.

В роботі розглядаються основні випадки найбільших навантажень на щелепний апарат куницевих: згин ікл та тіла нижньої щелепи під час укусу

іклами, стиск Pm4, m1 та M1 під час укусу цими зубами та косий згин ікл та тіла нижньої щелепи під час утримання здобичі, що пручається, або відриванні шматків їжі.

Рентгенівські знімки нижніх щелеп

Для того, щоб перевірити розподіл компактної кісткової тканини всередині тіла нижньої щелепи досліджуваних куницевих, були зроблені рентгенівські знімки на апараті Teleoptic Alpha 4000 лівих нижніх щелеп з латерального боку. Знімки було зроблено по одному чи двом типовим представникам кожного виду, окрім колонка (*Mustela sibirica*) та харзи (*Martes flavigula*) через неможливість зробити такі знімки.

2.3. Схема промірів

У всіх особин були виміряні розміри різних структур черепа, нижньої щелепи та зубів (Табл. 2. 3, 2. 4, 2. 5, Рис. 2. 2). Морфологічні виміри знято штангенциркулем з точністю 0,05 мм. Проміри проводились на лівій стороні черепа та нижньої щелепи. Схеми промірів зображені на рисунку 2. 2. Всього виконано 43 проміри: 7 промірів черепа, 20 промірів нижньої щелепи та 16 промірів зубів.

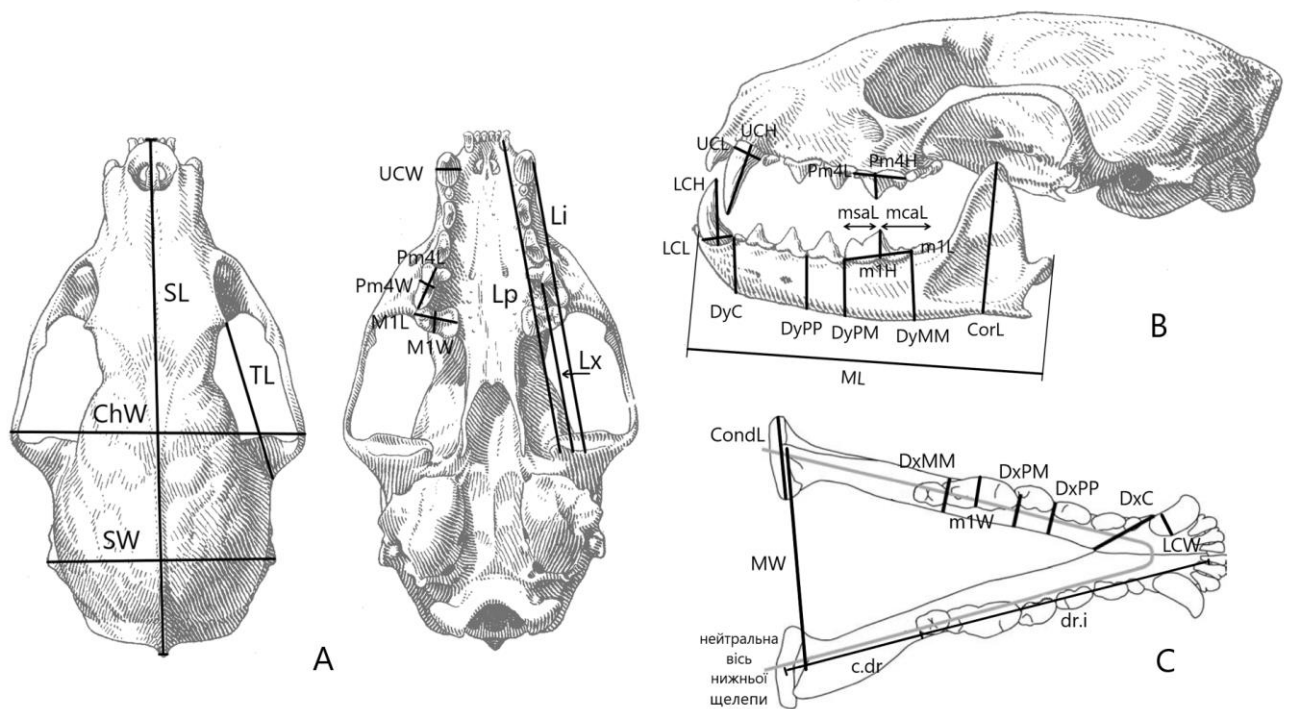


Рис. 2. 2. Проміри черепа та нижньої щелепи: А – вид черепа зверху та знизу, В – вид черепа та нижньої щелепи збоку, С – вид нижньої щелепи зверху. Пояснення див. в таблицях 2. 3, 2. 4, 2. 5. А і В – рисунок черепа та нижньої щелепи *Martes martes* адаптовано з Новикова (1956), С – адаптовано з Therrien (2005).

На тілі нижньої щелепи (ТНЩ) були ідентифіковані такі міжзубні проміжки: за іклом (далі С), між р3 та р4 (РР), між р4 та m1 (РМ), між m1 та m2 (ММ), які представляють біомеханічно еквівалентні точки серед хижих ссавців (Viknevičius, Ruff, 1992, Therrien, 2005). В зазначених міжзубних проміжках були виміряні зовнішні діаметри ТНЩ: висота ТНЩ (Dy) та ширина ТНЩ (Dx). Через викривлену щелепну архітектуру в симфізі, напрямок промірів за іклом знаходиться під кутом до інших промірів, але якнайближче до перпендикуляру до центральної осі нижньої щелепи. Орієнтація вимірів за іклами відображає відмінності в пропорції симфізальної області (Therrien, 2005): ширина тіла нижньої щелепи за іклом відображає довжину симфізу, а висота тіла – висоту симфізу.

Для визначення згинаючих моментів в міжзубних проміжках під час укусу іклами були виміряні відстані від точки прикладення сили (місця укусу) до відповідного міжзубного проміжку, що визначають довжину плеча згинаючого моменту (Рис. 2. 1А).

Таблиця 2. 3

Краніометричні проміри куницевих

Назва	Опис
найбільша довжина черепа (SL)	відстань від переднього краю альвеол верхніх різців до найбільш виступаючої назад точки черепа
влична ширина (ChW)	відстань між найбільш виступаючими точками вличних дуг
мастоїдна ширина черепа (SW)	відстань між найбільш виступаючими точками мастоїдних відростків
довжина від суглоба до різців (Lp)	відстань від заднього краю суглобової ямки до переднього краю альвеол різців
довжина від суглоба до іклів (Li)	відстань від заднього краю суглобової ямки до переднього краю ікла
довжина від суглоба до хижацьких зубів (Lx)	відстань від заднього краю суглобової ямки до паракона Pm4
довжина поперечного перерізу області, яку займає скроневий м'яз (TL)	відстань між верхівкою заорбітального відростка та місцем з'єднання вличної дуги з черепною коробкою

Таблиця 2. 4

Проміри нижньої щелепи куницевих

Назва	Опис
довжина нижньої щелепи (ML)	відстань від заднього краю суглобового відростка нижньої щелепи до міжзубного проміжку між і3 та нижнім іклом
ширина нижньої щелепи (MW)	відстань між двома точками на суглобових відростках, де перетинаються вінцевий та суглобовий відростки
довжина робочої сторони плеча важеля (WSLA)	відстань від заднього краю суглобового відростка до верхівки протоконіда m1
довжина балансуєчої сторони плеча важеля (BSLA)	відстань від верхівки протоконіда m1 до переднього краю альвеол різців
відстань від суглоба до початку зубного ряду (c.dr)	відстань від заднього краю суглобового відростка до заднього краю альвеоли m2
відстань від початку зубного ряду до різців (dr.i)	відстань від заднього краю альвеоли m2 до переднього краю альвеол різців
висота тіла нижньої щелепи (Dy)	максимальний сагітальний відрізок від нижнього краю тіла нижньої щелепи до найбільш верхньої проекції альвеолярної кістки між зубами в міжзубних проміжках С (DyC), PP (DyPP), PM (DyPM) та MM (DyMM)
ширина тіла нижньої щелепи (Dx)	максимальна буколінгвальна ширина тіла нижньої щелепи в міжзубних проміжках С (DxC), PP (DxPP), PM (DxPM) та MM (DxMM)
довжина плеча згинаючого моменту при укусі іклами (d)	відстань від центра ікла до міжзубних проміжків PP (can.PP), PM (can.PM) та MM (can.MM)

Продовження таблиці 2. 4

довжина плеча згинаючого моменту при укусі хижацькими зубами	відстань від верхівки протоконіда хижацького зуба до міжзубного проміжку ММ (сarn.ММ)
висота вінцевого відростка (CorL)	як відстань від прогину біля основи кутового відростка до вершини вінцевого відростка нижньої щелепи
максимальна довжина зчленівного відростка (CondL)	повздовжня відстань між найбільш віддаленими точками суглобової поверхні зчленівного відростка

Таблиця 2. 5

Проміри зубів куницевих

Назва	Опис	Назва	Опис
LCL	довжина нижнього ікла	M1L	довжина M1
LCW	ширина нижнього ікла	M1W	ширина M1
LCH	висота нижнього ікла	m1L	довжина m1
UCL	довжина верхнього ікла	m1W	ширина m1
UCW	ширина верхнього ікла	m1H	висота m1
UCH	висота верхнього ікла	msaL	довжина ріжучої поверхні нижнього молярного комплексу (m1 + m2)
Pm4L	довжина Pm4		
Pm4W	ширина Pm4		
Pm4H	висота Pm4	mcaL	довжина жувальної поверхні нижнього молярного комплексу (m1+ m2)

2.4. Визначення моментів опору поперечного перерізу тіла нижньої щелепи та зубів

Були визначені моменти опору (Z) для еліптичного поперечного перерізу в обраних міжзубних проміжках за іклом (С), P₃P₄ (PP), P₄M₁ (PM), M₁M₂ (MM) вздовж тіла нижньої щелепи, а також для зубів куницевих за стандартними формулами (Кинасошвили, 1968; Феодосьев, 1970; Александер, 1970; Thomason, 1991):

$$Z_x = \pi \cdot D_x \cdot D_y^3 / 64 \cdot c_y, \quad Z_y = \pi \cdot D_y \cdot D_x^3 / 64 \cdot c_x, \text{ де}$$

Z_x – момент опору поперечного перерізу відносно медіолатеральної (x) осі, пропорційний сагітальному опору при згині ($[Z_x] = [\text{мм}^3]$);

Z_y – момент опору поперечного перерізу відносно дорзовентральної (y) осі, пропорційний поперечному опору при згині ($[Z_y] = [\text{мм}^3]$);

D_y та D_x – висота та ширина тіла нижньої щелепи або ширина та довжина зуба;

c_y та c_x – відстані від нейтральної осі згину нижньощелепного тіла або зуба до найвіддаленішої точки на його поверхні в сагітальній або поперечній площині, відповідно; в даній роботі визначається, як $c_y = D_y/2$ для Z_x або $c_x = D_x/2$ для Z_y . Таким чином,

$$Z_x = \pi \cdot D_x \cdot D_y^2 / 32; \quad Z_y = \pi \cdot D_y \cdot D_x^2 / 32. \quad (1)$$

Полярний момент опору, який характеризує кручення, окремо не був обрахований. Вважаємо, що щелепи зі збільшеними значеннями Z_x та Z_y потенціально добре пристосовані до опору напруженню крученню, так само, як до сагітального та поперечного напруження згину. Дотикові напруження менш важливі, якщо відношення довжини щелепи до діаметру нижньощелепного тіла більше 3 (Viknevičius, Ruff, 1992). У всіх видів куницевих це відношення перевищує значення 3. До того ж, встановлено, що дотикові напруження

(напруження зсуву) на порядок менші, ніж нормальні напруження при згині, а також стиску і розтягу (Van Valkenburgh, Ruff, 1987), тому дотикові напруження в даній роботі не досліджуються. Деформація зсуву може мати істотне значення лише на кінці достатньо короткої балки під час згину (Кинасошвили, 1968), тому теж не досліджується. Інші навантаження щелепного апарату, які не пов'язані з трофічною поведінкою, набагато менш помітні (Biknevicius, Ruff, 1992) і не розглядались.

Для порівняння з іншими родинами ряду Carnivora були також обраховані моменти опору поперечного перерізу для тіла нижньої щелепи у собачих, котячих та гієни. Оскільки у котячих та гієни гілка нижньої щелепи та жувальна ямка знаходяться в безпосередній близькості до m1, міжзубний проміжок MM у цих родинях не розглядається (Biknevicius, Ruff, 1992).

Відношення Z_x/Z_y

Відношення моментів опору поперечного перерізу в перпендикулярних площинах використовуються як показники форми поперечного перерізу та укріплення щелепних структур відносно медіолатеральної та дорсовентральної площин (Biknevicius, Ruff, 1992). Відношення Z_x/Z_y були обраховані для проміжків тіла нижньої щелепи у куницевих і собачих в проміжках PP, PM та MM та для котячих і гієни в проміжках PP та PM.

Оскільки розподіли значень деяких груп значущо відрізняються від нормального (критерій Шапіро-Вілкса), було використано непараметричні тести. Статистичну значущість відмінностей у відношеннях Z_x/Z_y між родинами за допомогою критерію Манна-Вітні (функція wilcox.test в R). В межах однієї родини відмінності цього індексу між міжзубними проміжками було перевірено за допомогою парного критерію Манна-Вітні.

Алометричні залежності

Було проведено регресійний аналіз довжини щелепи на моменти опору поперечного перерізу між двома групами (*Mustela* і *Martes*) в аналізі куницевих і для трьох груп (Felidae, Canidae, Mustelidae) в порівнянні куницевих з іншими родинами. Регресійний аналіз був проведений в пакеті ImPerm версія 2.1.0 (Wheeler, Torchiano, 2016) статичного середовища R (R Core Team, 2018). Значущість була визначена за перестановочним тестом, кількість повторів була визначена в такий спосіб, щоб оцінена стандартна похибка одержаних перестановок була меншою наперед заданого числа (Anscombe, 1953, цит. за: Wheeler, Torchiano, 2016).

Визначення відмінностей між нахилами ліній регресії проведено за оцінкою значущості взаємодії між довжиною нижньої щелепи та бінарною змінною, яка приймає одне з двох значень: одне – для представників роду *Mustela*, а інше – для представників роду *Martes*:

$\lg(Z) = \lg(ML) + factor + \lg(ML):factor$, де *factor* – бінарна змінна, $\lg(ML):factor$ – це взаємодія незалежних змінних.

Відмінності в перетинах окремо оцінена за значущістю бінарної змінної:

$\lg(Z) = \lg(ML) + factor$, де *factor* – бінарна змінна.

2.5. Оцінка міцності нижньої щелепи та зубів (як обернена до напруження функція)

Для того, щоб визначити реальну міцність щелепних структур під впливом навантажень, виявити їхні слабкі місця були визначені показники міцності *S* для різних проміжків тіла нижньої щелепи, для ікол та хижацьких зубів. Міцність – це здатність матеріалу опиратися зовнішнім навантаженням не руйнуючись (Кинасошвили, 1968). Міцністю тіла нижньої щелепи або зуба вважаємо опір деформаціям, який обернено пропорційний напруженню (Van

Valkenburgh, Ruff, 1987; Christiansen, Adolfssen, 2005; Christiansen, 2007 a, b) $\sigma = F \cdot d/Z$. Для обчислення міцності розглядаємо випадки навантажень на щелепні структури, що спричиняють згин, косий згин та стиск. Оскільки нас цікавлять максимальні можливості структур щелепного апарату опиратися навантаженням, міцність обраховується незалежно від сили укусу (приймаємо, що $F = 1$). Оскільки згинаючий момент має максимальне значення біля місця закріплення, розглядаємо переріз ікл біля шийки зуба. Розмірність міцності $[S] = [\text{мм}^2]$.

Для трьох проміжків тіла нижньої щелепи та зубів була розрахована міцність під час згину:

$$S_x = Z_x/d, \quad S_y = Z_y/d, \quad (2)$$

де Z – момент опору поперечного перерізу відносно медіолатеральної (Z_x) або дорзовентральної (Z_y) осі, d – довжина плеча моменту (для тіла нижньої щелепи це довжина від точки укусу (ікла) до відповідного міжзубного проміжку, для зубів – це висота відповідного зуба).

Для трьох проміжків тіла нижньої щелепи та ікл була розрахована міцність під час косого згину:

$$S_{ob} = 1/d(\cos \alpha/Z_x + \sin \alpha/Z_y), \quad (3)$$

де α – кут, під яким діє згинаюча сила до головної осі, з максимальним напруженням – було обчислено, що для косого згину він становить 60° (Рис. 2. 3).

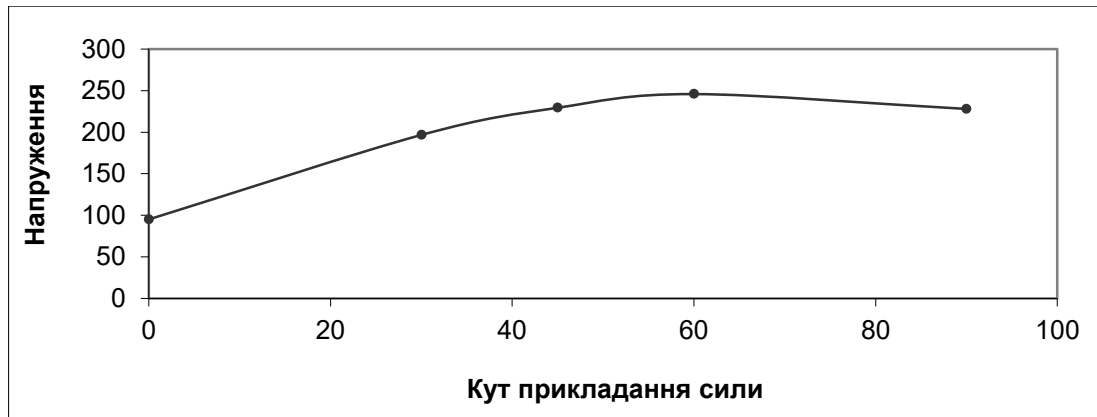


Рис. 2. 3. Розподіл напруження при косому згині в залежності від кута прикладеної сили. Обчислено на прикладі *M. foina*.

Для $Pm4$, $M1$ та $m1$ була розрахована міцність на стиск враховуючи довжину L та ширину W відповідного зуба:

$$S_c = \pi \cdot L \cdot W / 4. \quad (4)$$

Таким чином, цей показник міцності враховує не тільки геометрію поперечного перерізу тіла нижньої щелепи або зуба, а ще й плече моменту (Рис. 2. 1) – тобто, висоту коронки зуба або відстань від точки прикладення сили до відповідного міжзубного проміжку для тіла нижньої щелепи (яка залежить від розміру щелепи та від розташування зубів на щелепі).

2.6. Визначення критичної сили укусу

Критичну силу укусу F_{cr} , яку здатне витримати тіло нижньої щелепи або зуб, визначили за міцністю матеріалу (Кинасошвили, 1968). Критичну силу під час згину для кістки визначили за міцністю кістки на розтяг, яка менша, ніж на стиск (Natali, 2003). Критичні сили укусу для зубів визначили за міцністю емалі на стиск для згину та за міцністю емалі до розколювання для стиску (Craig et al., 1961; Freeman, Lemen, 2007). Розмірність критичної сили укусу $[F_{cr}] = [H]$.

Критична сила укусу під час згину була розрахована для тіла нижньої щелепи та ікл:

$$F_{crbx} = \sigma_{cr} \cdot Z_x/d, \quad F_{crby} = \sigma_{cr} \cdot Z_y/d, \quad (5)$$

де σ_{cr} – міцність кістки на розтяг ($120 \cdot 10^6$ Па = 120 Н/мм²) або міцність емалі на стиск ($400 \cdot 10^6$ Па = 400 Н/мм²).

Критична сила укусу під час косого згину була обчислена для тіла нижньої щелепи та ікл:

$$F_{crob} = \sigma_{cr}/d(\cos \alpha/Z_x + \sin \alpha/Z_y), \quad (6)$$

де σ_{cr} – міцність на розтяг для кістки або на стиск для емалі (значення як в формулі 5); кут α такий, як в формулі (3).

Критична сила укусу під час стиску була досліджена для Pm4, m1 та M1:

$$F_{crc} = \sigma_{cr} \cdot \pi \cdot L \cdot W/4, \quad (7)$$

де σ_{cr} – міцність емалі до розколювання ($10 \cdot 10^6$ Па = 10 Н/мм²).

2.7. Обчислення запасу міцності нижньої щелепи та зубів

Обчисленні за черепом сили укусу іклами F_C та хижацькими зубами F_M (методика описана у Thomason (1991)) було порівняно з критичними силами укусу F_{cr} і визначено запас міцності (k) для декількох критичних ділянок (небезпечних перерізів) жувального апарату куніцевих:

для тіла нижньої щелепи в проміжку MM (ділянка з максимальними напруженнями) та для верхніх ікл (у калана для нижніх ікл) при згині під час укусу іклами

$$k = F_{crbx}/F_C \quad (8)$$

та для верхнього хижацького зуба (у видри для нижнього) при стиску під час укусу хижацькими зубами

$$k = F_{crc}/F_M, \quad (9)$$

де F_{cr} – критичні сила обчислені за відповідними формулами (5, 6, 7), F_C – обчислена за черепом сила укусу іклами, F_M – обчислена за черепом сила укусу хижацькими зубами.

У зв'язку з недоступністю матеріалу довелося обмежитися 10 видами куницевих (*M. nivalis*, *M. lutreola*, *M. putorius*, *M. eversmani*, *M. martes*, *M. zibellina*, *L. lutra*, *M. meles*, *G. gulo*, *E. lutris*).

2.8. Статевий диморфізм

Оцінка вираженості статевого диморфізму у досліджених куницевих виконана методом непараметричного багатовимірного дисперсійного аналізу (NPMANOVA) за дистанціями Евкліда. Головні ефекти – вид, стать та взаємодія виду та статі. Значущість була оцінена за 10000 перестановками. Цей метод імплементовано в пакеті *vegan* за допомогою функції *adonis* (Oksanen et al., 2017).

Аналіз не проводили для 4 видів (*Meles meles*, *Mustela lutreola*, *Mustela putorius* та *Mustela eversmani*) і для деяких екземплярів інших видів через відсутність інформації про стать екземплярів або через недостатню кількість особин обох статей (див. Табл. 2. 1). Попарне порівняння самців і самок видів було проведено за критерієм Хотеллінга T^2 з 10000 перестановками в MorphoJ 1.06d (Klingenberg, 2011).

Компоненти дисперсії були отримані в пакеті *VCA* (Schuetzenmeister, 2016) статистичної системи R для логарифмованої довжини нижньої щелепи.

Описову статистику даних див. в Додатку В.

2.9. Аналіз алометрії

Багатовимірні алометричні співвідношення між розміром та лінійними промірами було досліджено методом Жолікера (Jolicoeur, 1963) в програмі PAST

2.17 (Hammer et al., 2001). Показником загального розміру черепа тварин була перша головна компонента \log_{10} -трансформованих промірів. У випадку ізометрії коефіцієнт регресії дорівнює одиниці. Якщо в довірчий інтервал коефіцієнта регресії потрапляє одиниця, то вважаємо, що промір змінюється ізометрично по відношенню до узагальнених розмірів нижньої щелепи. Алометрия вважається позитивною, якщо нижня межа довірчого інтервалу коефіцієнта регресії розташована вище одиниці, і негативною – якщо верхня межа розташована нижче.

Алометрична залежність довжини черепа та нижньої щелепи до маси тіла, визначена на даних Абеленцева (1968) та Арістова-Баришнікова (2001), за допомогою лінійної регресії лог-трансформованих даних (функція lm в R).

Багатовимірні алометричні співвідношення між розміром та формою нижньої щелепи було досліджено методом багатовимірної регресії форми (прокрустових координат) на розмір. Розмір представлений лог-трансформованою довжиною нижньої щелепи. Зв'язок між формою та розміром був перевірений на статистичну значимість за допомогою узагальненого F тесту Гудола. Значущість визначена за перестановочним тестом з 10000 повторів в MorphoJ 1.06d.

Коваріаційна матриця залишків багатовимірної регресії була використана для аналізу модульності після усунення впливу алометрії (Klingenberg, 2009).

2.10. Міжвидові відмінності у промірах черепа, нижньої щелепи та зубів

Для візуалізації зв'язків між особинами, а також виділення групи скорельованих змінних та створення нової комплексної змінної, що буде відображати певні характеристики вибірки, був проведений аналіз головних компонент (PCA) на лог-трансформованих даних за допомогою функції `princomp`

в R. Особини з пропущеними даними були виключені з аналізу, таким чином, вибірка склала 252 особини. PCA було проведено за кореляційною матрицею лінійних промірів та функціональних характеристик. Кореляційна матриця приводить до рівних дисперсій показників, тому дозволяє краще відобразити структуру мінливості, якщо змінні поміряно в різних шкалах.

2.11. Опис форми нижньої щелепи методом геометричної морфометрії

Для проведення геометричної морфометрії були використані нижні щелепи 290 особин 14 видів куницевих (Табл. 2. 1). Нижні щелепи сфотографовані цифровою камерою Canon Power Shot SX200IS з латерального боку, орієнтовані довгою віссю паралельно до площі фотографування. Були використані ліві половини нижніх щелеп. У випадках їх відсутності або неповноти (приблизно 8% від загальної вибірки) використовувались праві половини нижніх щелеп.

На кожній фотографії нижньої щелепи було виявлено та оцифровано набір з 16 міток за допомогою програми tpsDig2 (Rohlf, 2010). Мітки 1 – 6 та 13 – 16 розташовані на тілі нижньої щелепи (*corpus mandibulae*), в той час, як мітки 7 – 12 – на гілці нижньої щелепи (*ramus mandibulae*) (Рис. 2. 4). Мітки 1 – 6 відносяться до типу 1, 7 – 12 – до типу 2, 13 – 16 – до типу 3 відповідно до Bookstein (1991).

Екземпляри були вирівняні використовуючи повну прокрустову трансформацію та проектування даних до дотичного простору шляхом ортогонального проектування (Dryden, Mardia, 1998; Klingenberg, 2011). Використовувалось вирівнювання по головній осі середньої конфігурації.

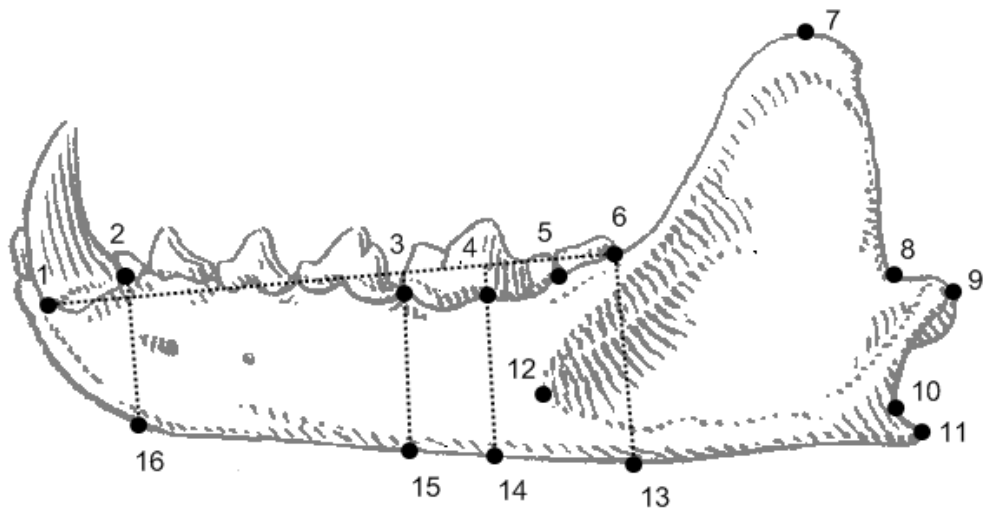


Рис. 2. 4. Розташування міток на нижній щелепі *Mustela lutreola*. 1 – перетин переднього краю ікла з зубною кісткою; 2 – перетин заднього краю ікла з зубною кісткою; 3 – перетин переднього краю m1 з зубною кісткою; 4 – проекція піка протоконіду на основу m1; 5 – перетин заднього краю m1 з зубною кісткою; 6 – задній край зубного ряду; 7 – верхівка вінцевого відростка; 8 – крайня дорсальна точка між вінцевим і зчленівним відростками; 9 – крайня задня точка зчленівного відростка; 10 – крайня задня точка між зчленівним і кутовим відростками; 11 – крайня задня точка кутового відростка; 12 – крайня передня точка жувальної ямки (masseter fossa); 13 – перетин перпендикуляру до лінії 1-6 через мітку 6 з вентральним краєм нижньої щелепи; 14 – перетин перпендикуляру до лінії 1-6 через мітку 4 з вентральним краєм нижньої щелепи; 15 – перетин перпендикуляру до лінії 1-6 через мітку 3 з вентральним краєм нижньої щелепи; 16 – перетин перпендикуляру до лінії 1-6 через мітку 2 з вентральним краєм нижньої щелепи. 1-2 – передньо-задній діаметр c1; 2-3 – довжина премолярного ряду; 3-6 – довжина молярного ряду; 2-16 – товщина тіла нижньої щелепи під іклом; 3-15 – товщина тіла нижньої щелепи під початком молярного ряду; 4-14 – товщина тіла нижньої щелепи під ріжучою частиною молярного комплексу; 6-13 – товщина тіла нижньої щелепи під жувальною частиною молярного комплексу. Рисунок нижньої щелепи норки адаптовано з Новикова (1956).

2.12. Оцінка мінливості форми нижньої щелепи

Оцінку основних особливостей варіації форми нижньої щелепи (Zelditch et al., 2004) та розташування видів в морфопросторі було виконано за допомогою аналізу головних компонент (PCA) за прокрустовими координатами 290 екземплярів 14 досліджуваних видів куницевих. Візуалізація варіації форми здійснена методом каркасної діаграми. Усереднена форма позначена сірим кольором, відхилення від неї – чорним.

Міжвидові відмінності та відмінності між трофічними групами було оцінено методом аналізу канонічних змінних (CVA). Успішність класифікації оцінена шляхом крос-валідації за методом джекнайфінгу, була використана лямбда Вількса Λ . Канонічні змінні були обраховані на підвибірці з перших п'яти головних компонент (пояснюють 83,9% дисперсії), щоб усунути вплив незначних факторів. CVA та обчислення квадратів відстаней Махаланобіса були виконані в PAST та MorphoJ.

2.13. Модульність та інтеграція

Розглядаються дві основні гіпотези поділу нижньої щелепи на модулі. Перша – розділення щелепи на два модулі: альвеолярну область (нижньощелепне тіло) та висхідну гілку (нижньощелепну гілку). Друга – розділення щелепи на три модулі: передню область, молярну область та висхідну гілку (Рис. 2. 5). Крім того, перевірялись дві додаткові гіпотези: H_1 – що передній край жувальної ямки належить нижньощелепному тілу (або молярній області), та H_2 – що належить нижньощелепній гілці. Щоб кількісно визначити величину коваріації між координатами наборів міток, використовувався коефіцієнт RV (або множинний RV для трьох модулів). Гіпотези щодо границь модулів щелепи були перевірені шляхом порівняння коефіцієнтів RV між альтернативними поділами конфігурації на підмножини міток (всіма можливими поділами). Частка поділів, для яких коефіцієнт RV менше або дорівнює значенню RV для заданого поділу,

інтерпретується як аналог рівня значущості (Klingenberg, 2009). Були розглянуті тільки просторово суміжні альтернативні розділи.

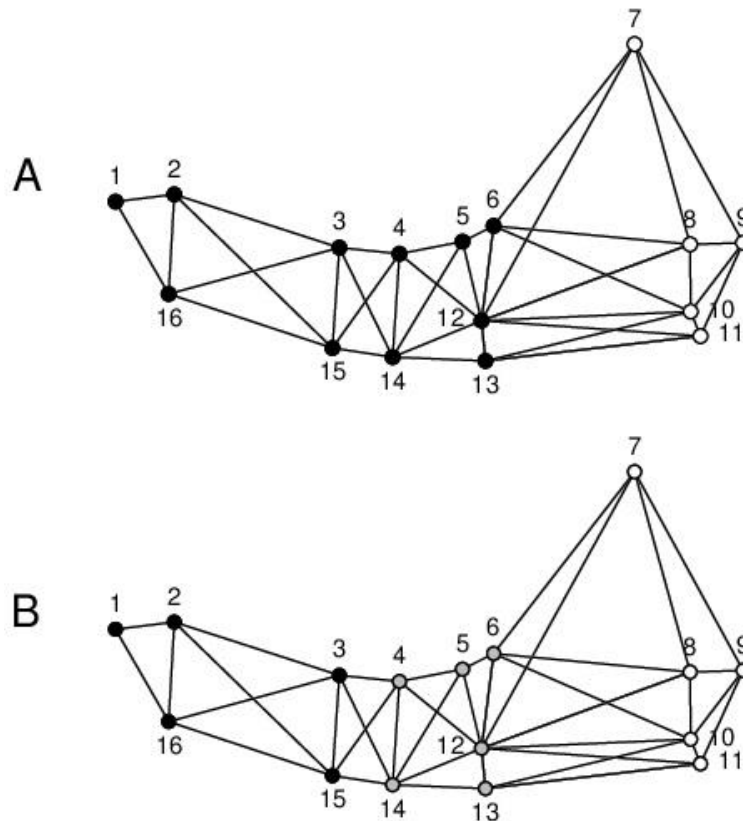


Рис. 2. 5. Розділення нижньої щелепи куницевих на два (А) та три (В) модулі з найнижчими коефіцієнтами RV. Розташування міток як на Рис. 2. 4.

Щоб охарактеризувати закономірності інтеграції між нижньощелепним тілом і гілкою, використовується частинний аналіз найменших квадратів (PLS) (Bookstein, 1991; Klingenberg, Marugán-Lobón, 2013). PLS аналіз базується на об'єднаній прокрустовій трансформації всієї конфігурації міток, щоб розглянути всі попарні коваріації між блоками нижньої щелепи. Перевірка коваріації між тілом і гілкою здійснена за допомогою перестановочного тесту (250 перестановок) та коефіцієнту кореляції оцінок PLS між блоками як тестової статистики (Klingenberg, 2009).

Набори даних для різних методів експортовані та візуалізовані за допомогою R та пакету R geomorph v.3.0.5 (Adams et al., 2020). Внутрішньовидові коефіцієнти RV оцінені за допомогою geomorph v. 1.1.0 (Adams, Otárola-Castillo, 2013).

2.14. Оцінка модульності та інтеграції з корекцією на філогенію

Статична незалежність видових середніх значень була оцінена за допомогою філогенетичного сигналу. Значущість визначена перестановочним методом, 10000 повторів (Klingenberg, Gidaszewski, 2010). Філогенію куницевих подано за реконструкцією Коерфлі et al. (2008).

Щоб оцінити еволюційну алометрію, була використана багатовимірна регресія філогенетично незалежних контрастів прокрустових координат на незалежні контрасти \log_{10} -трансформованої довжини нижньої щелепи. Ці аналізи проводились в MorphoJ.

Для дослідження модульності та еволюційної інтеграції прокрустові координати було трансформовано в філогенетичні незалежні контрасти (PIC). Осі еволюційної PLS визначають особливості форми з максимальною еволюційною коваріацією (Klingenberg, Marugán-Lobón, 2013). Напрямки мінливості еволюційних та стандартних розмірно-скоригованих PLS-осей було визначено шляхом оцінки кута між ними (Klingenberg, 2011, Klingenberg, Marugán-Lobón, 2013). Значущість оцінена перестановочним методом.

Висновки Розділу 2

Досліджено 290 екземплярів 14 видів куницевих. Для порівняння в деяких випадках були використані 16 видів інших родин Carnívora: представників родин собачих, котячих та гієнових. Використана трофічна класифікація Christiansen, Wroe (2007). Була використана модель консольної балки із гомогенного

матеріалу з еліптичним поперечним перерізом для вивчення міцності тіла нижньої щелепи та ікл. В аналізі були використані лінійні проміри черепа, нижньої щелепи та зубів (всього 43 проміри), обраховані біомеханічні показники, такі як моменти опору, міцність тіла нижньої щелепи та зубів, критична сила укусу, а також координати міток нижньої щелепи. Мінливість форми нижньої щелепи куницевих, а також модульність та інтеграцію в нижній щелепі досліджено методами геометричної морфометрії. Для цього було на фотографіях нижньої щелепи куницевих було оцифровано набір з 16 міток, які характеризують особливості форми тіла та гілки нижньої щелепи.

Візуалізацію та аналіз даних проведено в статистичній системі R (R Core Team, 2018), програмах MorphoJ 1.06d (Klingenberg, 2011) та PAST 2.17 (Hammer et al., 2001). Оцінка вираженості статевого диморфізму у досліджених куницевих виконана методом непараметричного багатовимірного дисперсійного аналізу (NPMANOVA) за дистанціями Евкліда. Багатовимірні алометричні співвідношення між розміром та лінійними промірами було досліджено методом Жолікера (Jolicœur, 1963). Багатовимірні алометричні співвідношення між розміром та формою нижньої щелепи було досліджено методом багатовимірної регресії форми (прокрустових координат) на розмір. Аналіз міжвидових відмінностей у промірах черепа, нижньої щелепи та зубів був проведений використовуючи аналіз головних компонент (PCA) на лог-трансформованих даних. Оцінку мінливості форми нижньої щелепи було виконано за допомогою аналізу головних компонент (PCA) за прокрустовими координатами та аналізу канонічних змінних (CVA). Для вивчення модульності в нижній щелепі було використано коефіцієнт RV (або множинний RV для трьох модулів). Щоб охарактеризувати закономірності інтеграції між нижньощелепним тілом і гілкою, було використано частинний аналіз найменших квадратів (PLS).

РОЗДІЛ 3. СТАТЕВИЙ ДИМОРФІЗМ

3.1. Загальні положення

Самці та самки значущо відрізняються за довжиною нижньої щелепи ($p < 0,0001$; Табл. 3. 1, Рис. 3. 1). Взаємодія між таксономією та статтю у довжині нижньої щелепи також є значущою ($p = 0,01$).

Аналіз компонентів дисперсії показав, що вплив видової належності на довжину нижньої щелепи є найбільшим (внесок виду складає 96,6%). Внески статі та взаємодії між статтю та видовою належністю є вірогідними, але досить малими (2% та 0,2% відповідно) у порівнянні з внеском видової належності, тому надалі в цій роботі вони не розглядаються.

Таблиця 3. 1

Дисперсійний аналіз. Вплив видової приналежності та статі, а також взаємодії між ними на довжину нижньої щелепи

Мінливість	Степені вільності	Суми квадратів	Середні квадрати	К-сть ітерацій	Значущість
Видова	9	7,4897	0,8322	5000	<0,0001
Статева	1	0,0817	0,0817	5000	<0,0001
Взаємодія вид. та стат.	9	0,0126	0,0014	5000	0,0266
Залишкова	147	0,0933	0,0006		

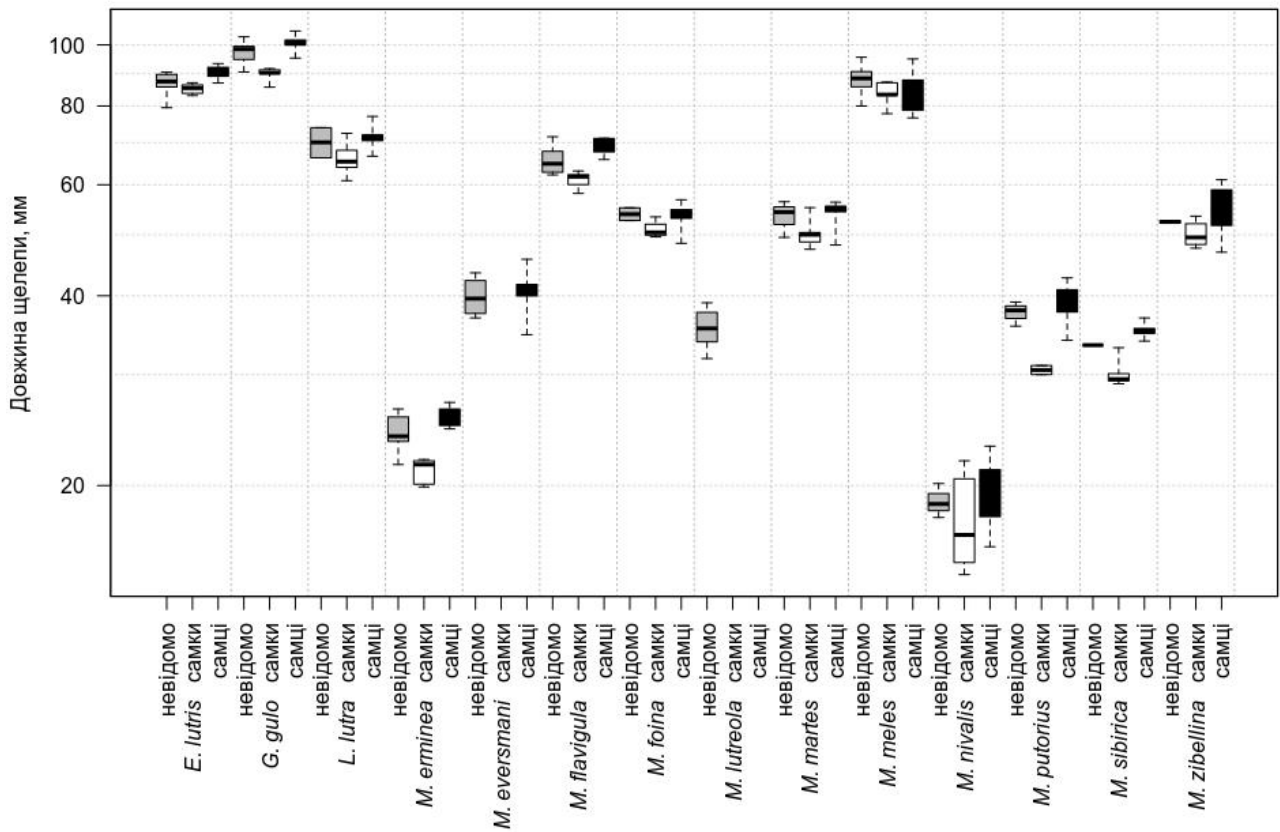


Рис. 3. 1. Розподіл довжини нижньої щелепи у куницевих. Чорна лінія – медіана розподілу, прямокутник позначає міжквартильний діапазон, «вуса» позначають мінімальні та максимальні значення. Масштабування у-осі є логарифмічним. Колір для позначення статі: чорний – самці, білий – самки, сірий – стать не визначена.

3.2. Статевий диморфізм у промірах щелепного апарату куницевих

Було виявлено значущі відмінності у промірах для головних факторів (вид та стать), а також у взаємодії цих факторів (Табл. 3. 2).

Значна частка мінливості пов'язана з видовою належністю (для виду частинний коефіцієнт детермінації R^2 становить 98%). Внесок статі в пояснення відмінностей між видами невеликий (R^2 становить близько 1%), проте значущий

($p < 0,0001$). Через те, що внесок статевих відмінностей є досить малим, подальший аналіз було проведено на усій вибірці без поділу за статтю.

Таблиця 3. 2

Результати NPMANOVA для оцінки послідовного внеску факторів (вид, стать, їх взаємодія) у мінливість лінійних промірів

Мінливість	Степені вільності	F	R ²	Рівні значущості
Видова	10	1245,98	0,98	< 0,0001
Статева	1	123,31	0,01	< 0,0001
Взаємодія вид. та стат.	10	3,23	0,003	0,0006
Залишкова	138		0,01	
Загальна	159			

Примітка: F – статистика Фішера, R² – частинний коефіцієнт детермінації.

3.3. Статевий диморфізм у функціональних показниках

Було виявлено значущі відмінності у функціональних показниках (Z , S , F_{cr}) для головних факторів (вид та стать), а також у взаємодії цих факторів (Табл. 3. 3). Значна частка мінливості функціональних показників пов'язана з видовою належністю (для виду R² становить 95%). Внесок статевих відмінностей є досить малим (R² становить близько 2%), тому подальший аналіз було проведено на усій вибірці без поділу за статтю.

Таблиця 3. 3

Результати NPMANOVA для оцінки послідовного внеску факторів (вид, стать, їх взаємодія) у мінливість функціональних показників (Z , S , F_{cr})

Мінливість	Степені вільності	F	R ²	Рівні значущості
Видова	12	572,24	0,95	< 0,0001
Статева	1	132,20	0,02	< 0,0001
Взаємодія вид. та стат.	11	2,49	0,004	0,004
Залишкова	172		0,02	
Загальна	196			

Примітка: F – статистика Фішера, R² – частинний коефіцієнт детермінації.

3.4. Статевий диморфізм у формі нижньої щелепи куницевих

Значна частка мінливості форми нижньої щелепи також пов'язана з видовою належністю (для виду частинний коефіцієнт детермінації R² становить 76%; Табл. 3. 4). Через те, що внесок статевих відмінностей є досить малим, подальший аналіз було проведено на усій вибірці без поділу за статтю.

Відмінності у формі нижньої щелепи самців та самок в межах виду не значущі ($p > 0,01$) для всіх досліджуваних видів, крім *M. sibirica* ($p = 0,006$). Попарне порівняння показало, що самці та самки одного виду значущо відрізняються формою нижньої щелепи від самців та самок інших видів, окрім пари самок ласки та горностає ($p = 0,396$).

Таблиця 3. 4

Результати NPMANOVA для оцінки послідовного внеску факторів (вид, стать, їх взаємодія) у мінливість форми нижньої щелепи

Мінливість	Степені вільності	F	R ²	Рівні значущості
Видова	12	55,06	0,76	< 0,0001
Статева	1	5,95	0,01	< 0,0001
Взаємодія вид. та стат.	11	1,42	0,02	0,019
Залишкова	185		0,21	
Загальна	209			

Примітка: F – статистика Фішера, R² – частинний коефіцієнт детермінації.

Висновок Розділу 3

Вклад статі в загальну мінливість лінійних промірів, функціональних показників щелепного апарату та форми нижньої щелепи незначний, тому в роботі нехтуємо статевими відмінностями і беремо загальний масив даних.

РОЗДІЛ 4. МІЖВИДОВА МІНЛИВІСТЬ ЗА ЛІНІЙНИМИ ПРОМІРАМИ

Значна частина мінливості промірів черепа, нижньої щелепи та зубів описується першими двома компонентами (97,5 % загальної мінливості). Інші компоненти мають незначний внесок (менше 1%) і не розглядаються. Навантаження ознак на головні компоненти наведено в таблиці 4. 1. PC1 (95,58% мінливості) можна інтерпретувати як показник загального розміру тварин (Рис. 4. 1).

PC2 (1,94% мінливості) в основному пов'язана з розмірами зубів. Спостерігається контраст між такими категоріями ознак, як ширина щічних зубів і довжина жувальної поверхні молярного комплексу з одного боку (найбільші додатні значення навантажень) та висота хижацьких зубів і довжина Pm4 з іншого боку (найбільші від'ємні значення навантажень) (Табл. 4. 1, Рис. 4. 1В).

Таблиця 4. 1

Навантаження лог-трансформованих ознак на головні компоненти

Проміри	Comp.1	Comp.2	Проміри	Comp.1	Comp.2
ML	0,171	0,004	CorL	0,172	-0,015
MW	0,170	0,183	CondL	0,169	0,063
DyPP	0,170	-0,030	UCL	0,171	-0,083
DyPM	0,171	-0,041	UCW	0,171	-0,041
DyMM	0,172	-0,065	UCH	0,170	-0,120
DxPP	0,168	-0,112	LCL	0,171	-0,130
DxPM	0,170	-0,064	LCW	0,170	-0,141
DxMM	0,168	0,066	LCH	0,168	-0,204
WSLA	0,172	0,046	Pm4L	0,164	-0,309
BSLA	0,169	-0,100	Pm4W	0,161	0,364

Продовження таблиці 4. 1

Проміри	Comp.1	Comp.2	Проміри	Comp.1	Comp.2
c.dr	0,171	0,031	Pm4H	0,165	-0,272
dr.i	0,170	-0,013	M1L	0,167	0,220
SL	0,172	0,022	M1W	0,159	0,412
ChW	0,172	0,078	m1L	0,171	-0,069
SW	0,170	0,106	m1W	0,168	0,217
Lp	0,172	0,009	m1H	0,164	-0,313
Li	0,171	0,002	mcaL	0,162	0,363
Lx	0,171	-0,025			

У просторі перших двох компонент екземпляри згрупувалися відповідно до видової та родової належності (Рис. 4. 1А). Вздовж PC2 великі куницеві розпадаються на окремі групи. Крайні положення займають росомаха і калан. Росомаха характеризується найбільшими значеннями висоти Pm4, m1, а також довжини Pm4. Калан протилежний до росомахи за шириною щічних зубів і довжиною жувальної поверхні. Борсук і видра займають проміжне положення. Групи *Mustela* і *Martes* відокремлені. Помітно, що трофічні категорії 3 (куди входять калан та видра), 2 (борсук і куниця кам'яна) та 6 (деякі *Mustela* та росомаха) гетерогенні. Види цих трофічних категорій чітко відокремлені один від одного в просторі перших двох головних компонент.

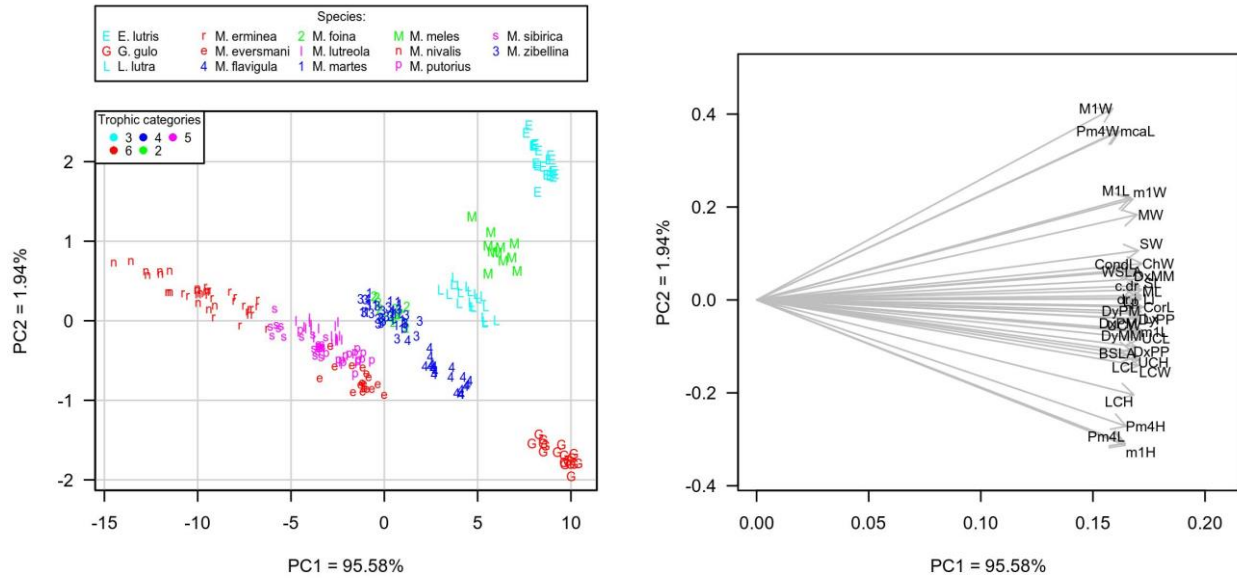


Рис. 4. 1. А. Досліджувані види Mustelidae в просторі перших двох головних компонент, побудованих за кореляційною матрицею промірів черепа, нижньої щелепи та зубів. В. Зв'язок промірів з першими двома головними компонентами. Аббревіатури видів: *E. lutris* = E; *G. gulo* = G; *M. meles* = M; *L. lutra* = L; Martes: *M. martes* = 1; *M. foina* = 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. Різними кольорами позначена належність до певної трофічної категорії за Christiansen, Wroe (2007).

Висновки Розділу 4

Значна частка загальної дисперсії комплексів лінійних промірів черепа, тіла нижньої щелепи та зубів зумовлена загальним розміром організмів.

Параметри щічних зубів такі, як ширина щічних зубів, довжина жувальної поверхні, висота хижацьких зубів та довжина верхнього хижацького зуба найбільше впливають на відмінності між екземплярами куницевих.

Найбільш відмінними від інших є росомеха та калан. Росомеха 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. Насправді, калана важко зарахувати в трофічну категорію рибоїдних, оскільки він живиться в основному морськими їжаками та молюсками, для обробки яких щелепному апарату потрібний інший набір пристосувань. Борсук, хоч і є всеїдним видом, але на відміну від куниць споживає велику кількість жорсткої їжі (корінці, горіхи, насіння, розгризає панцирі жуків). Росомаха, на відміну від *Mustela*, може розгризати кістки великого діаметру. Отже, 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.

РОЗДІЛ 5. АЛОМЕТРИЧНІ СПІВВІДНОШЕННЯ

5.1. Багатовимірна алометрія промірів щелепного апарату

Багатовимірна алометрія за методом Жолікера (див. Розділ 2. 8) покаже відносні зміни промірів до першої головної компоненти (пояснює 94,75% мінливості). Тобто, інтерпретація зводиться до оцінки алометрії щодо загальних розмірів тварини. Коефіцієнти багатовимірної алометрії промірів щелепного апарату куницевих показані на рисунку 5. 1.

Поперечні проміри щічних зубів ($m1$, $Pm4$, $M1$) мають виражену позитивну алометрію. Також, виражену позитивну алометрію має ширина тіла нижньої щелепи за іклом (DxC) та висота тіла нижньої щелепи ближче до гілки (проміжок MM). Також виявлено, що довжина передньої частини нижньої щелепи збільшується швидше, ніж загальний розмір (відстані від ікла до проміжків PP , PM).

Для діаметрів тіла нижньої щелепи довірчі інтервали коефіцієнтів регресії включають одиницю таких ознак, як висота передньої частини тіла (DyC , $DyPP$) та ширина середньої частини ($DxPM$), що свідчить про близьку до ізометричної залежність між цими ознаками та розміром. Помітно, що коефіцієнти регресії висоти тіла збільшуються у напрямку до суглобу. Це, можливо, пов'язане з тим, що ця ділянка укріплюється у найбільших видів, які розгризають тверду їжу хижацькими зубами. Довжина нижньої щелепи та відстань від суглоба до початку зубного ряду ($c.dr$) ізометричні, тому можливо, що прискорення приросту її передньої частини (високі коефіцієнти алометрії у $can.PP$, $can.PM$) відбувається за рахунок зменшення приросту ділянки $PM - MM$ (фактично це довжина $m1$; для $m1L$ виявлено негативну алометрію).

Ізометрична залежність також виявлена для балансуєчої частини нижньої щелепи ($BSLA$), відстаней від суглобової ямки до різних зубів черепа

(Lp, Li, Lx), для довжин вінцевого та зчленівного відростків (CorL, CondL), ширини нижнього ікла, довжини поперечного перерізу скроневого м'яза (TL).

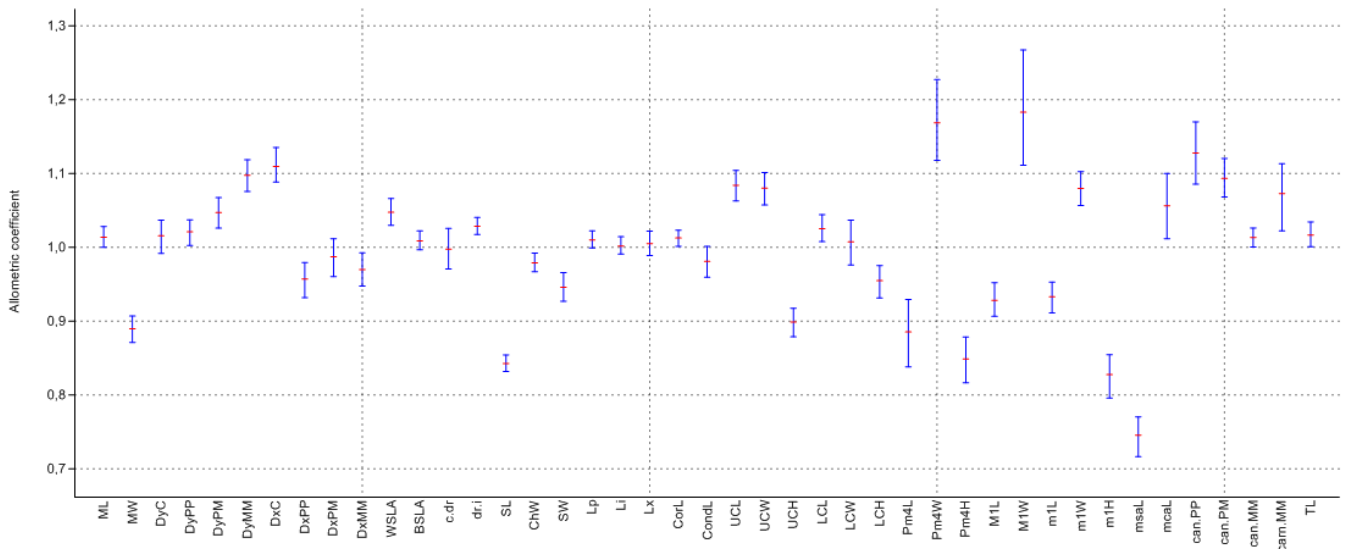


Рис. 5. 1. Коефіцієнти багатовимірної алометрії та їх довірчі інтервали всіх промірів щелепного апарату досліджених куницевих.

Найменший приріст (найнижчий коефіцієнт алометрії) має довжина ріжучої області молярного комплексу. Це пов'язано зі збільшенням жувально-давильної функції молярів у найбільших представників куницевих – калана та борсука, що призводить до збільшення жувальної ділянки молярів за рахунок скорочення або видозміни ріжучої частини (хижацькі зуби без вираженого ріжучого леза). Виражена негативна алометрія виявлена також для висоти хижацьких зубів (Pm4, m1) та довжини Pm4. Також негативну алометрію мають висоти ікл, особливо верхніх, при цьому діаметри нижніх ікл ізометричні. Таким чином, дрібні види куницевих мають більші зуби за рахунок збільшеної висоти зубів та довжини щічних зубів, проте щічні зуби значно ширші у великих представників.

Виражену негативну алометрію мають такі ознаки, як довжина черепа та ширина нижньої щелепи. Оскільки, довжини від суглобової ямки черепа до верхніх різців, ікл та хижацьких зубів ізометричні, зменшений приріст довжини черепа може бути за рахунок зменшеного приросту довжини черепної коробки зі збільшенням розміру.

Негативна алометрія довжини черепа підтверджується також для маси тіла куницевих. Було проаналізовано середньовидові значення, опубліковані Абеленцевим (дані для 9 видів куницевих) та Арістовим, Баришніковим (для 15 видів куницевих). Значення змінних самців та самок були проаналізовані окремо і показали подібні результати. Алометрія довжини черепа на масу тіла значуща для обох масивів даних (лінійна регресія логарифмованих змінних, $p < 0,0001$). Нахил лінії регресії для самців 0,26 (95%-довірчий інтервал 0,23-0,29) та 0,24 (95%-довірчий інтервал 0,20-0,28) для даних Абеленцева та Арістова, Баришнікова, відповідно.

Довжина нижньої щелепи та маса тіла пов'язані ізометричним зв'язком, що було проаналізовано на даних Абеленцева (1968). Значення змінних для самців та самок показали подібні результати. Ізометрія довжини нижньої щелепи на масу тіла значуща для обох масивів даних (лінійна регресія логарифмованих змінних, $p < 0,0001$). Нахил лінії регресії для самців 0,32 (95%-довірчий інтервал 0,27-0,37).

5.2. Вплив алометрії на мінливість форми нижньої щелепи

Взаємозв'язок між формою та розміром нижньої щелепи досить помітний. Багатовимірною регресією прокрустових координат на лог-трансформовану довжину нижньої щелепи (що представляє тут загальний розмір нижньої щелепи) показує, що алометрія статистично вірогідна ($p < 0,0001$, перестановочний тест з 10000 випадковими перестановками). 11% мінливості форми пов'язані з алометричним ефектом: зменшена ріжуча область молярів,

збільшений m2, високе тіло під m2, вкорочений вінцевий відросток, зміщений вниз і назад передній край жувальної ямки та зміщений вгору та назад кутовий відросток (гострий кутовий відросток) зі збільшенням розміру нижньої щелепи (Рис. 5. 2).

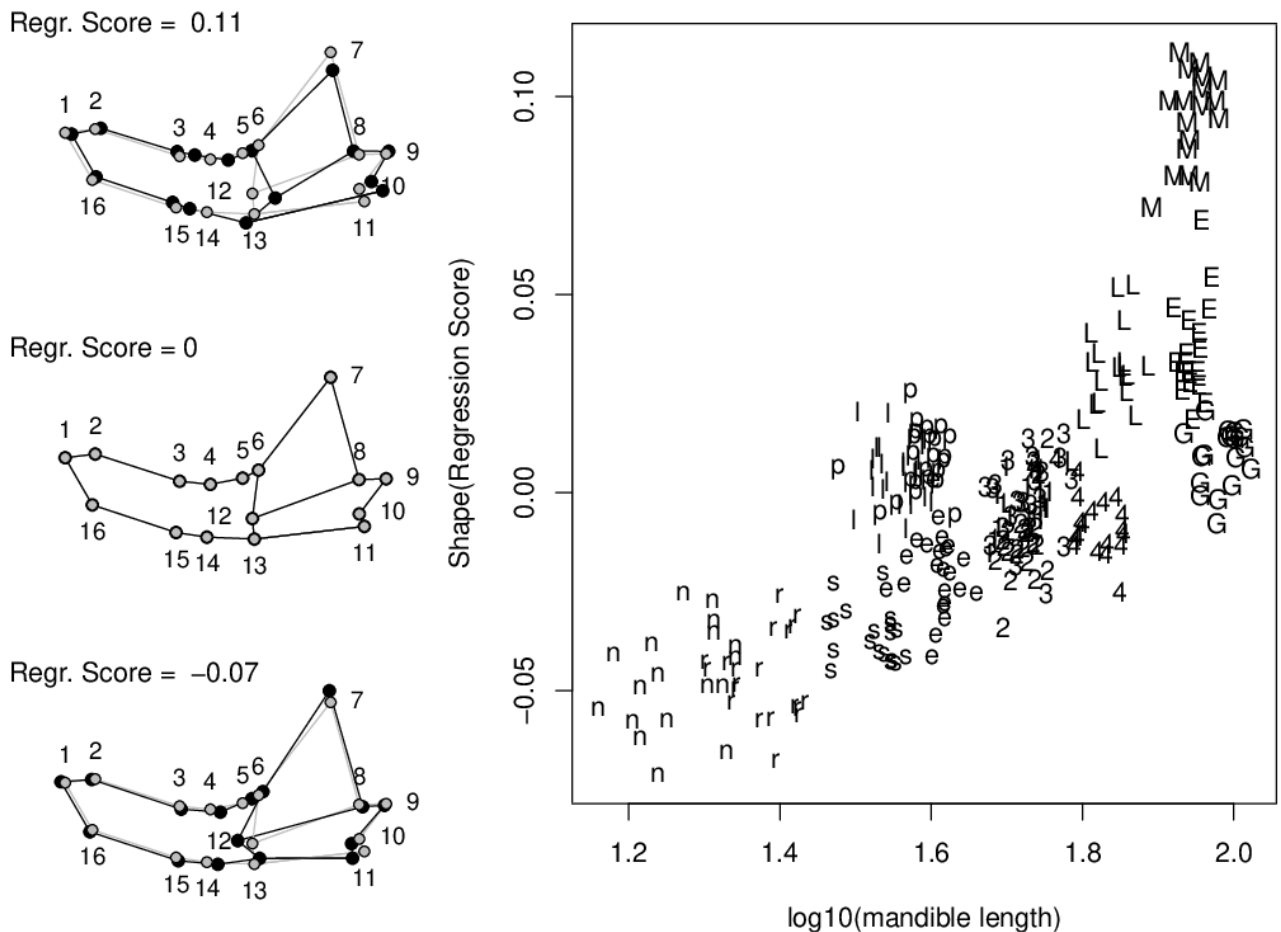


Рис. 5. 2. Співвідношення між формою (Regression Score 1) та лог-трансформованої довжиною нижньої щелепи у досліджених екземплярів кунцевих. Зміни форми щелепи, пов'язані з аллометрією, показані для нульового значення (середня форма, сірий контур), мінімальних та максимальних значень оцінок регресії (з коефіцієнтом збільшення 1; чорний контур). Жувальна ямка (мітка 12) з'єднана з мітками 6, 8, 13 для зручності візуалізації. Аббревіатури видів як на рисунку 4. 1.

Якщо виключити росомаху із багатовимірної регресії прокрустових координат на лог-трансформовану довжину нижньої щелепи, вплив розміру щелепи на форму збільшиться (розмір становить 14,3% варіації форми, $p < 0,0001$). Основні закономірності співвідношення між формою і розміром зберігаються. Проте, зі збільшенням розміру стає більш вираженим вище розміщення зчленівного відростка та зменшення висоти тіла під іклами. *Enhydra*, *Meles* і *Gulo* досить відрізняються за формою, незважаючи на однакову розмірну категорію. На відміну від інших великих видів, росомаха має високе нижньощелепне тіло під іклами і хижацькими зубами, а ріжуча ділянка молярів більша за жувальну.

5.3. Обговорення

У куницевих складно повністю відокремити вплив розміру, раціону і філогенії. Найбільші куницеві – це спеціалізовані види, пристосовані до споживання твердої їжі (дурофаги), які сильно відрізняються від інших куницевих (Рис. 4. 1, також див. Рис. 8. 1, 8. 3). Найменші – м'ясоїди, представники роду *Mustela*. Середні за розміром – представники роду *Martes*, які характеризуються раціоном, що містить і хребетних і нехребетних. Тому, зміни у промірах і формі, пов'язані з розміром, відображають ще й трофічну спеціалізацію і філогенію в певній мірі. Так, наприклад, виражені позитивні і негативні аллометричні залежності параметрів хижацьких зубів можуть бути пов'язані з тим, що для гіперхижаків важлива довжина хижацьких зубів для збільшення довжини ріжучого леза, а для всеїдних і дуурофагів – ширина для збільшення жувально-давильної поверхні молярів. Так само позитивна аллометрія висоти тіла нижньої щелепи під молярами відображає пристосування до споживання твердої їжі великими куницежими та збільшення у них давильно-жувальної функції молярів.

Висновки Розділу 5

Як показав аналіз алометричних залежностей промірів щелепного апарату і форми нижньої щелепи, 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 черепа за масою тіла пов'язана негативною алометриєю.

РОЗДІЛ 6. ФОРМА ПОПЕРЕЧНОГО ПЕРЕРІЗУ ТІЛА НИЖНЬОЇ ЩЕЛЕПИ

6.1. Моменти опору поперечного перерізу Z куницевих

Видові середні значення індексів моментів опору поперечного перерізу тіла нижньої щелепи надані в таблиці 6. 1.

Таблиця 6. 1

Середньовидові значення індексів моментів опору поперечного перерізу відносно сагітальної (Z_x) та медіолатеральної (Z_y) осі в міжзубних проміжках С, РР, РМ та ММ куницевих (до довжини нижньої щелепи)

Види	Z_xC	Z_xPP	Z_xPM	Z_xMM	Z_yC	Z_yPP	Z_yPM	Z_yMM
<i>G. gulo</i>	8,56	3,43	3,97	4,91	6,51	1,79	2,16	1,81
<i>E. lutris</i>	5,27	2,75	2,96	3,99	3,34	1,24	1,61	2,13
<i>M. meles</i>	3,73	1,81	1,54	2,04	3,01	0,92	0,72	0,87
<i>L. lutra</i>	2,91	1,21	1,13	1,83	2,99	0,61	0,64	0,96
<i>M. flavigula</i>	2,37	0,91	0,86	1,21	1,97	0,46	0,47	0,51
<i>M. martes</i>	1,09	0,45	0,46	0,65	0,86	0,23	0,24	0,29
<i>M. zibellina</i>	1,17	0,44	0,46	0,58	0,98	0,22	0,23	0,26
<i>M. foina</i>	0,92	0,49	0,58	0,82	0,62	0,26	0,31	0,37
<i>M. eversmani</i>	1,66	0,99	0,81	0,93	1,16	0,53	0,44	0,50
<i>M. putorius</i>	1,12	0,62	0,51	0,59	0,81	0,33	0,30	0,30
<i>M. lutreola</i>	0,77	0,43	0,38	0,45	0,49	0,23	0,21	0,21
<i>M. sibirica</i>	0,70	0,33	0,31	0,36	0,57	0,18	0,17	0,16
<i>M. erminea</i>	0,31	0,15	0,14	0,18	0,23	0,09	0,08	0,09
<i>M. nivalis</i>	0,22	0,11	0,11	0,13	0,17	0,06	0,06	0,07

Було проведено регресійний аналіз довжини нижньої щелепи на моменти опору поперечного перерізу між двома групами (*Mustela* і *Martes*). Перетини

двох трендів значущо ($p < 0,0001$) відрізняються для всіх проміжків, а нахили – не значущо ($p > 0,1$), крім Z_xC та Z_yC ($p < 0,0001$ для обох випадків) (Рис. 6. 1 та 6. 2). Зміни паралельні для тих моментів опору, що пов’язані з тілом нижньої щелепи. 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. 6. 1 та 6. 2).

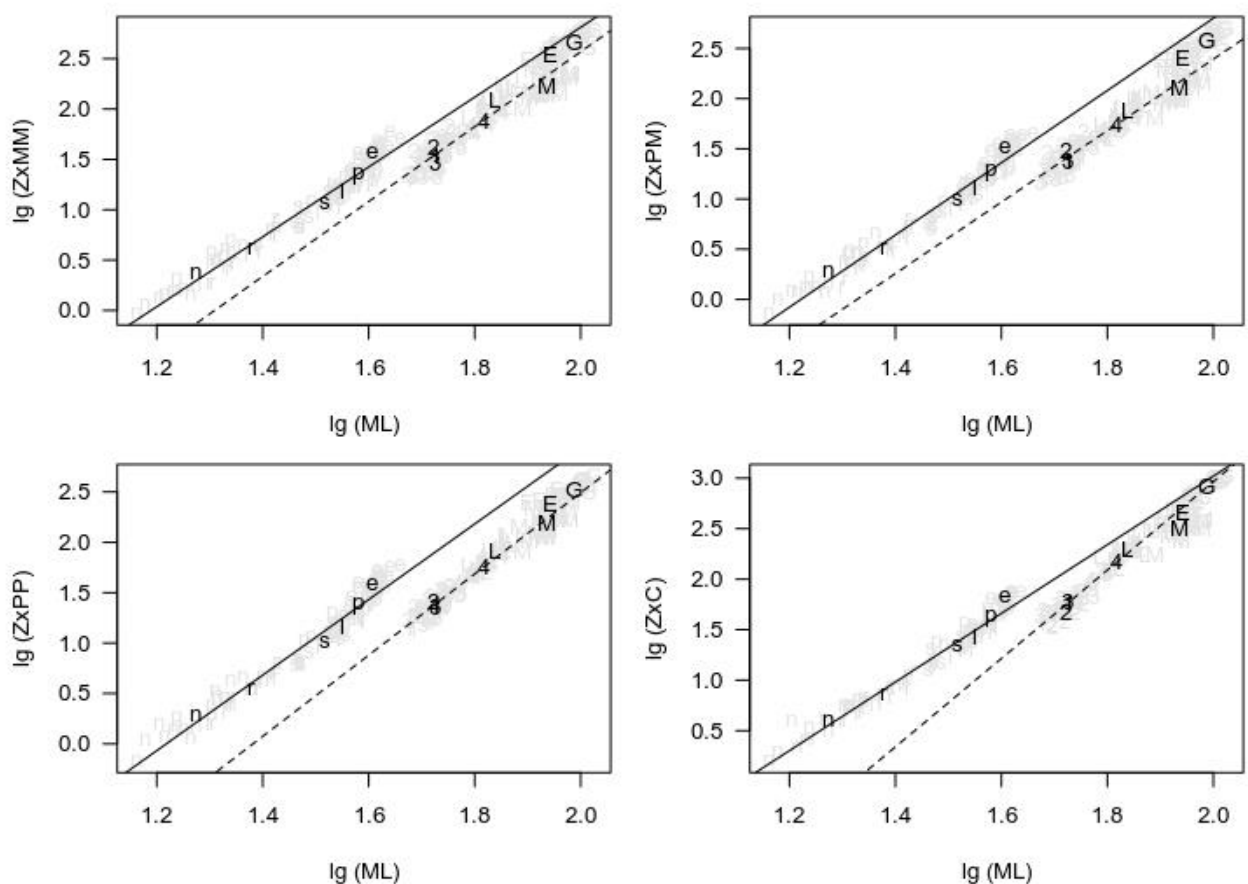


Рис. 6. 1. Регресійний аналіз моментів опору відносно медіолатеральної площини Z_x для різних проміжків тіла нижньої щелепи та симфізу на довжину нижньої щелепи ML. Сірим кольором позначені значення особин, чорним кольором – видові середні значення. Букви позначають різні види (див. рисунок 4. 1). Лінії регресії побудовані для двох груп: *Mustela* – суцільна лінія, *Martes* – пунктирна лінія.

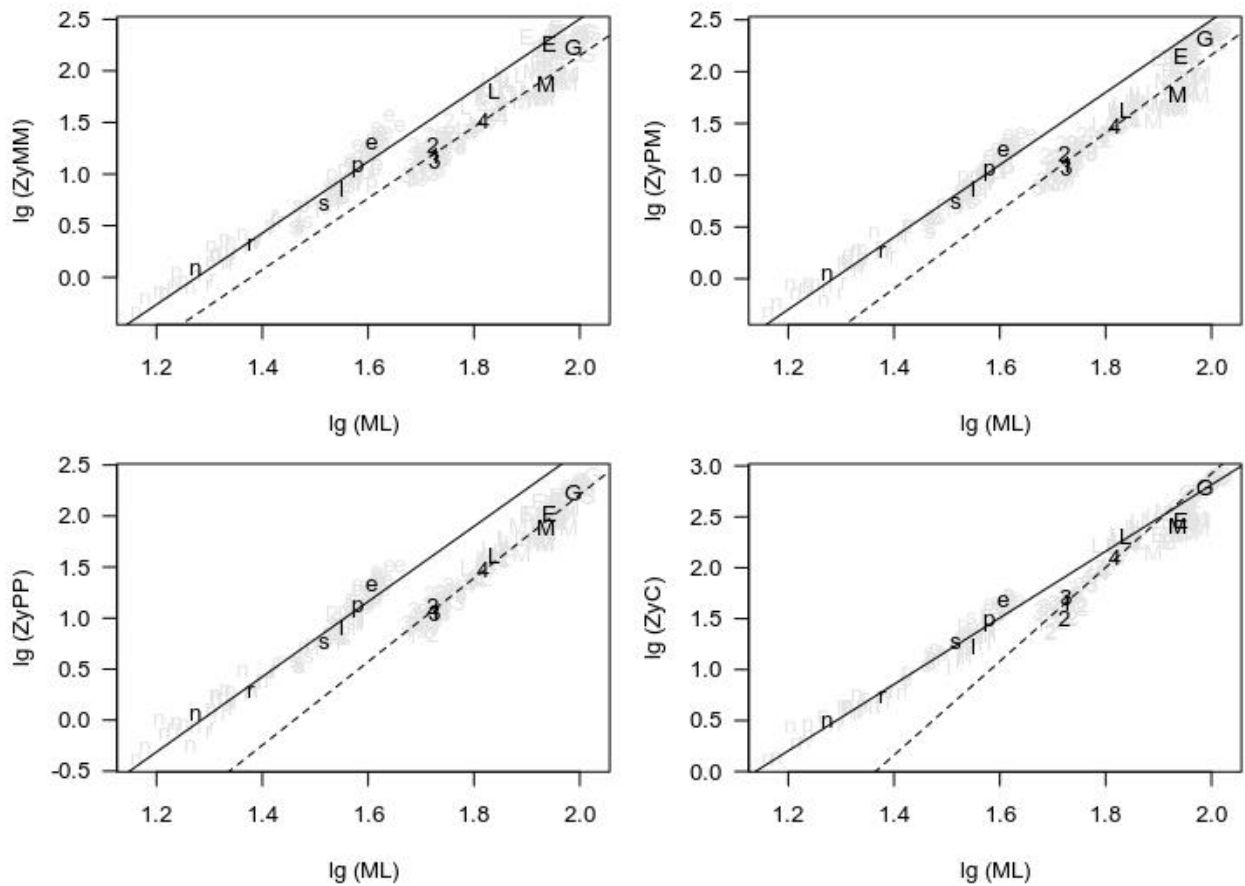


Рис. 6. 2. Регресійний аналіз моментів опору відносно дорсовентральної площини Z_y для різних проміжків тіла нижньої щелепи та симфізу на довжину нижньої щелепи ML. Сірим кольором позначені значення особин, чорним кольором – видові середні значення. Букви позначають різні види (див. рисунок 4. 1). Лінії регресії побудовані для двох груп: *Mustela* – суцільна лінія, *Martes* – пунктирна лінія.

В проміжку PP *Mustela* мають найбільші значення моментів опору серед всіх інших видів куницевих. Ближче до дистального кінця нижньої щелепи значення Z_x калана і росомахи наближаються до тренду *Mustela*. Значення Z_y в проміжку PM у калана і росомахи середні між двома трендами, а в проміжку MM у калана наближаються до тренду *Mustela* (Рис. 6. 1 та 6. 2).

6.2. Відношення Z_x/Z_y у куницевих

Середньовидові значення Z_x/Z_y у куницевих подані на рисунку 6. 3. Невеликі значення співвідношення можуть бути пов'язані з укріпленням кісткової тканини в медіалатеральній площині відносно сагітальної (великий Z_y) або невеликим значенням Z_x , що може свідчити про невеликі навантаження під час укусу. В різних проміжках виділяються три види за максимальними значеннями Z_x/Z_y : калан в проміжку PP, борсук в проміжку PM, росомаха в проміжку MM (за критерієм Манна-Вітні $p < 0,0001$ для всіх трьох видів).

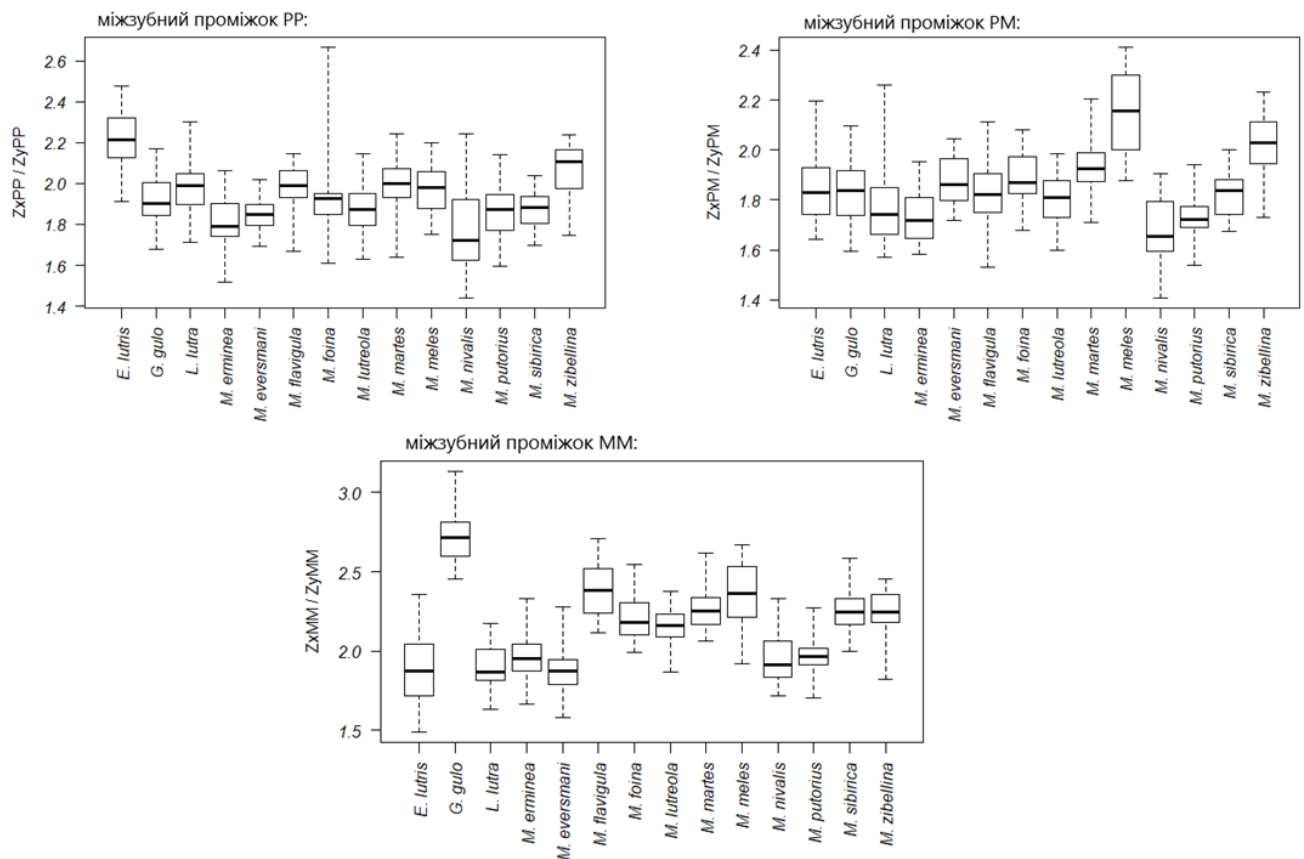


Рис. 6. 3. Середньовидові значення Z_x/Z_y у досліджених видів куницевих.

Середня лінія відповідає медіальному розподілу, нижня та верхня сторони прямокутника – 1 та 3 квантилям, вертикальні риски – максимальним і мінімальним значенням.

Найбільші значення Z_x/Z_y в проміжку РР у калана (Рис. 6. 3А), що свідчить про великі сагітальні навантаження в передньому кінці щелепи. Значення Z_x/Z_y в проміжку ММ у калана одне з найменших (Рис. 6. 3В) за рахунок збільшеного значення Z_y (Рис. 6. 2).

Найбільші значення відношення Z_x/Z_y в міжзубному проміжку РМ у борсука, а в проміжку ММ у росомахи (Рис. 6. 3Б, В). Це може відображати відмінність в обробці їжі цими двома видами.

Найбільш круглі перерізи тіла щелепи (найменші значення Z_x/Z_y , наближені до 1) в проміжках РР та РМ у ласки, як свідчення захоплення великої здобичі, що чинить опір і спричинює поперечні навантаження, а в проміжку ММ окрім калана також у світлого тхора, горностає (гіперхижаки) та видри, як свідчення великих медіолатеральних навантажень (Рис. 6. 3В).

6.3. Порівняння куницевих з деякими іншими родинами ряду Carnivora

Моменти опору

Було проведено регресійний аналіз довжини нижньої щелепи на моменти опору поперечного перерізу тіла нижньої щелепи між трьома родинami (собачі, котячі і куницеві). Для Z_x і Z_y закономірності схожі (Рис. 6. 4). Перетини трендів собачих, куницевих і котячих значущо відрізняються для всіх проміжків ($p < 0,0001$). Нахили трендів котячих з іншими родинami значущо не відрізняються – зміни моментів опору для цих родин паралельні. А нахили трендів куницевих і собачих відрізняються для проміжків РР та РМ ($p = 0,01$ для Z_x , $p = 0,02$ для Z_y), в проміжку ММ – тренди паралельні. Гієна знаходиться вище тренду котячих за всіма показниками моментів опору.

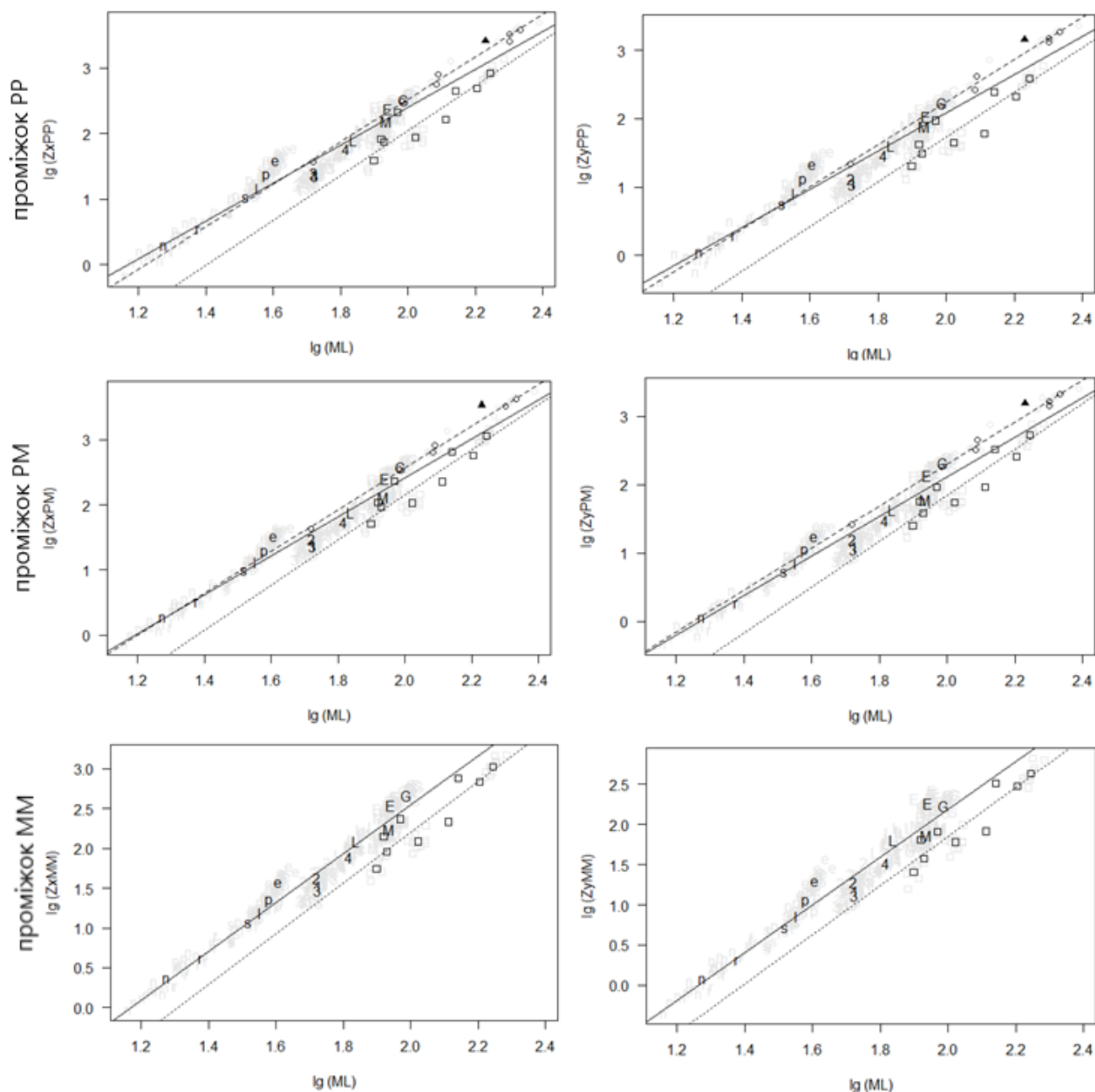


Рис. 6. 4. Регресійний аналіз моментів опору Z_x та Z_y для різних проміжків тіла нижньої щелепи на довжину нижньої щелепи ML у різних родин ряду Carnivora. Сірим кольором позначені значення особин, чорним кольором – видові середні значення. Колами позначені котятчі, квадратами – собачі, чорним трикутником – гієна, куницеві позначені, як на рисунку 4. 1. Лінії регресії побудовані для трьох родин – котячих (дефісний пунктир), куницевих (суцільна лінія) та собачих (крапковий пунктир).

Закономірності зміни значень моментів опору поперечного перерізу з розміром у котячих і собачих схожі, проте 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.

Види котячих розташовані щільно біля лінії тренду, що свідчить про сильний зв'язок моментів опору та довжини нижньої щелепи та однотипність трофічної спеціалізації. А серед куницевих і собачих є види, які помітно віддаляються від родинного тренду. Так, серед собачих, чагарниковий собака, який належить до трофічної категорії 5, має великі значення Z_x в проміжках РР та РМ, наближені до значень, характерних для куницевих і котячих. А для проміжку ММ три види собачих мають наближені до куницевих значення моментів опору: єнотоподібний собака (трофічна категорія 2), чагарниковий собака (трофічна категорія 5) та гієноподібний собака (трофічна категорія 6). Отже, споживання грубої їжі (трофічна категорія 2) та великої здобичі (категорії 5 та 6) призводять до істотного зміцнення тіла нижньої щелепи в проміжку ММ у собачих. Проте, у вовка, який також віднесений до трофічної категорії 6, таких закономірностей не спостерігається.

Серед куницевих калан і росомаха відходять від загального тренду, наближаючись до тренду котячих, а тхори мають значення моментів опору найбільші разом з гієною відносно свого розміру. Представники *Martes* і борсук знаходяться ближче до тренду собачих.

Відношення Z_x/Z_y

Середні значення відношень Z_x/Z_y для родин наведені в таблиці 6. 2.

Таблиця 6. 2

Середні значення відношення Z_x/Z_y для деяких родин ряду Carnivora

	Z_x/Z_yPP	Z_x/Z_yPM	Z_x/Z_yMM
собачі	2,09	2,06	2,29
котячі	2,02	1,92	–
куницеві	1,94	1,86	2,16
гієна	1,83	2,15	–

Відношення Z_x/Z_y куницевих і собачих значущо відрізняються (критерій Манна-Вітні, $p < 0,0001$ для PP, $p < 0,0001$ для PM, $p = 0,005$ для MM). У куницевих значення Z_x/Z_y менші, ніж у собачих, а отже, тіло нижньої щелепи більш кругле. Відміни між куницевами і котячими значущі для проміжку PP ($p = 0,03$) та не значущі для проміжку PM ($p = 0,20$). Котячі з собачими не відрізняються в PP ($p = 0,74$) та PM ($p = 0,07$).

Зростання величини відношення Z_x/Z_y , як свідчення великих сагітальних навантажень, спостерігається в проміжку MM у собачих (парний критерій Манна-Вітні, $p < 0,0001$ для проміжку MM по відношенню до PP і PM; значення PP і PM не відрізняються, $p = 0,06$) і куницевих ($p < 0,001$ для проміжку MM по відношенню до PP і PM; значення PP і PM значущо відрізняються, $p = 0,01$). А у гієни збільшення відношення Z_x/Z_y спостерігається в проміжку PM, що також підтверджується даними *Viknevičius, Ruff (1992)*. У собачих і гієни це пов'язують з пристосуванням до розгризання кісток різними зубами: молярами у собачих, премолярами у гієни (*Viknevičius, Ruff, 1992*). Проте, передній кінець щелепи гієни найбільш круглий серед інших родин, що може бути свідченням

пристосування до дії великих поперечних сил, наприклад, під час одностороннього укусу іклами.

6.4. Обговорення

6.4.1. Трофічні спеціалізації хижаків та моменти опору поперечного перерізу тіла нижньої щелепи

Значення висоти нижньощелепного тіла відображає відносне значення навантаження в сагітальній площині, яке може бути пов'язане з тривалими навантаженнями при вбивстві здобичі або розгризанні твердої їжі. Збільшена ширина відображає поперечні навантаження, які виникають, наприклад, при утриманні здобичі, що чинить опір, або під час сильного одностороннього укусу (Viknevičius, Ruff, 1992). Також, великі моменти опору (відносно розміру) можуть бути наслідком збільшеної довжини щелепи, яка призводить до більшого напруження в тілі нижньої щелепи (більша довжина щелепи – більше плече моменту – більший згинаючий момент). Поперечно вузьке тіло нижньої щелепи за хижацькими зубами (малий Z_y), ймовірно, є поєднаним результатом малих поперечних згинів і крутильних напружень (Viknevičius, Ruff, 1992).

Куницеві, котячі та гієна мають більші значення моментів опору, ніж собачі при схожій довжині щелепи, що свідчить про відмінності у навантаженнях на тіло нижньої щелепи в передмолярній області, коли щелепи гіперхижаків зазнають більші навантаження, ніж щелепи більш всеїдних. Підтвердження цьому можна знайти у трофічній поведінці. Так, котячі як одиночні мисливці вбивають свою здобич тривалим укусом в шию, що призводить до удушення жертви або пошкодження центральної нервової системи (Ewer, 1973). До того ж, досліджені види котячих, окрім манула, належать до трофічної категорії 6, тобто споживають здобич більшу за себе (Christiansen, Wroe, 2007). Куницеві також одиночні мисливці, які вбивають свою здобич стрімким укусом в потилицю

(Ewer, 1973). Гіперхижі куницеві (представники *Mustela*), як крупні котячі, вбивають 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 (Viknevičius, Ruff, 1992). Форма поперечного перерізу тіла нижньої щелепи котячих і куницевих (великі Z_x і Z_y) забезпечує збільшення опору напруженням, які виникають під час потужних укусів іклами. На відміну від котячих і куницевих, більшість собачих полюють на дрібну здобич, а ті види, що полюють на велику здобич, як *C. lupus* чи *L. pictus*, вбивають жертву зграєю, виснажуючи її численними укусами (Ewer, 1973, Viknevičius, Van 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).

Гієни використовують техніку вбивства собачих (Kruuk, 1972), але мають властивості поперечного перерізу тіла нижньої щелепи в порівнянні до довжини нижньої щелепи подібні до котячих (найбільші значення Z_x і Z_y). Укріпленні нижні щелепи гієни відображають великі навантаження від розгризання кісток премолярами (Ewer, 1973, Viknevičius, Ruff, 1992). Потужний односторонній укус щічними зубами викликає згин і кручення тіла нижньої щелепи, що призводить до збільшення кісткової тканини і навколо сагітальної, і навколо медіолатеральної площини.

Конструкція кістки повинна розглядатись, як компроміс між механічними і спадковими факторами (Viknevičius, Ruff, 1992), які накладають свої обмеження і по різному впливають на окремі родини хижаків (Figueirido et al., 2011).

Пристаювання тіла нижньої щелепи до різних навантажень всередині родини куницевих мають схожі закономірності, які спостерігаються між родинами хижаків. Види родини куницевих сильно відрізняються за трофічною поведінкою, тому прослідковуються певні закономірності зміни моментів опору тіла нижньої щелепи з розміром. Так, куницеві з більш короткими щелепами (представники *Mustela*) схожі у відносних розмірах поперечного перерізу (моментах опору) до котячих, а зі збільшенням довжини щелепи моменти опору стають більш подібні до собачих. Проте, калан і росомаха мають збільшені значення моментів опору, наближаючись за цими значеннями до тренду котячих. Тобто, нахил тренду куницевих до собачих при збільшенні розміру щелепи забезпечують *Martes*, *Meles* і *Lutra*. Представники роду *Mustela* подібні до котячих у трофічній поведінці (одиначні мисливці, які споживають велику здобич) та мають найбільші моменти опору при згині серед куницевих, тобто, мають укріплені тіла нижньої щелепи, пристосовані до великих навантажень. Більш всеїдні представники роду *Martes* мають, подібно до собачих, більш витончені тіла нижніх щелеп, проте, все одно, мають міцніші щелепи, ніж собачі.

6.4.2. Пристаювання тіла нижньої щелепи до поїдання твердої їжі представників родини собачих, гієни та деяких куницевих

Гієна має потужні щелепи, укріплені і сагітально, і поперечно (має найбільші значення моментів опору). Також, в проміжку РМ, в місці розгризання кісток, спостерігається додаткове сагітальне укріплення тіла нижньої щелепи, щоб протистояти напруженню від потужного укусу премолярами. Тіла нижньої щелепи собачих в цілому найбільш овальні і тонкі порівняно з іншими родинами (за винятком декількох видів), що свідчить про переважаючі сагітальні навантаження на щелепу, зі значним укріпленням в проміжку ММ, щоб протистояти напруженню від потужного укусу молярами під час розгризання кісток. Сагітально укріплені щелепи в проміжку РМ у гієни і проміжку ММ у

собачих можуть бути пристосуванням до споживання твердої їжі. Так, собачі і гієна споживають значну кількість кісток, але при цьому мають різні пристосування до їх розгризання (Viknevičius, Ruff, 1992).

Для збільшення ефективності обробки твердої їжі є декілька варіантів. 1. Розташувати місця обробки їжі (хижацькі зуби) ближче до зчленівного відростка. Це зменшить важіль, а отже збільшить силу укусу, але зменшить можливий максимальний діаметр об'єкта живлення. Такий варіант спостерігається у собачих. 2. Розташувати місця обробки їжі далі від нижньощелепного суглоба, що дозволить розгризати кістки більшого діаметру, але збільшить важіль, що зменшить силу укусу. В такому випадку, скорочення довжини балансууючої сторони плеча важеля збільшить ефективність м'язів протилежної сторони для збільшення сили укусу. Таким шляхом пішли гієнові (Viknevičius, Ruff, 1992), що також підтверджено дослідженнями форми нижньої щелепи хижих (Melogo, O'Higgins, 2011). Дійсно, якщо розглядати відношення робочої сторони плеча важеля (відстань від зчленівного відростка до проміжку РМ у гієни або до проміжку ММ у собачих) до довжини нижньої щелепи, то плече важеля у гієни більше, ніж у собачих (Рис. 6. 5 А). А балансууюча сторона плеча важеля (відстань від відповідного проміжку до переднього краю нижньої щелепи) у гієни коротша, ніж у собачих (Рис. 6. 5 Б). Докладніше див. Ільєнко, Романюк (2010).

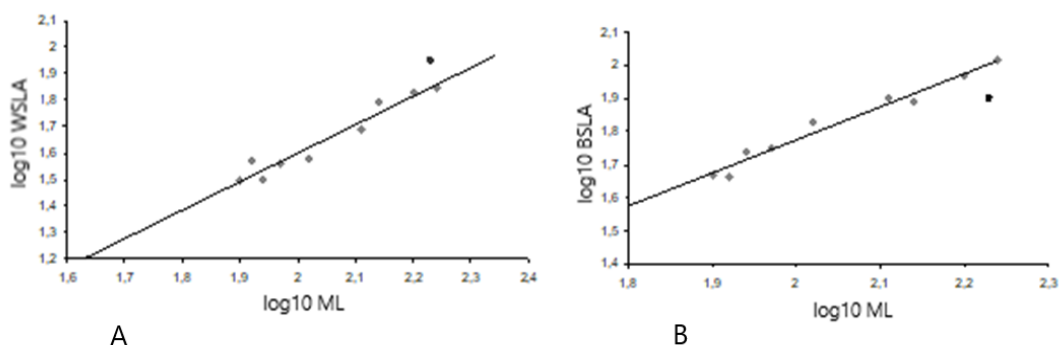


Рис. 6. 5. Відношення довжини робочої сторони плеча важеля WSLA (А) та балансууючої сторони плеча важеля BSLA (В) до довжини нижньої щелепи (ML). Позначення: ■ – собачі, ● – гієна. Лінія – це лінія тренда для собачих.

Проте, в проміжку ММ у собачих моменти опору нижчі, ніж у куницевих, окрім єнотоподібного собаки, чагарникового собаки та гієноподібного собаки, які відносяться до трофічних категорій 2, 5 та 6, відповідно, і мають великі значення моментів опору для цього проміжку (Рис. 6. 4). У куницевих також спостерігається значне потовщення тіла нижньої щелепи в медіолатеральному напрямку (великі значення Z_y), що робить їхні нижні щелепи більш круглими в поперечному перерізі, ніж у собачих (Табл. 6. 2). Це свідчить про значні поперечні навантаження на нижні щелепи куницевих.

Куницеві також споживають певну кількість кісток і не є майже виключно м'ясофагами, як котячі. Серед куницевих є види, які споживають тверду їжу в значній мірі – калан, росомаха та борсук. Так, росомаха живиться трупами великих тварин (лосі, олені) та розгризає великі кістки, калан роздавлює панцирі голкошкірих та раковини молюсків видозміненими широкими щічними зубами (Fisher, 1941), борсук – більш всеїдна тварина, але споживає значну кількість жорсткої їжі. У калана і росомахи спостерігається зростання сагітального укріплення тіла нижньої щелепи у напрямку до заднього кінця щелепи (проміжку ММ). Також в проміжку ММ у калана спостерігається значне медіолатеральне укріплення тіла нижньої щелепи, що призводить до більш круглого поперечного перерізу. Медіолатеральне укріплення тіла нижньої щелепи спостерігається і у гієни і корельоване з твердою їжею (Biknevicius, Ruff, 1992) для протистояння поперечним напруженням і крученню, що можуть мати значну величину під час одностороннього розгризання. На відміну від гієни, калан, борсук і росомаха мають більш овальні тіла нижньої щелепи, особливо в проміжку РР у калана, РМ у борсука і ММ у росомахи.

Укріплення тіла нижньої щелепи у собачих і гієнових відбувається за рахунок збільшення товщини коркової кісткової тканини під щічними зубами (Biknevicius, Ruff, 1992). Як показали рентген-знімки нижніх щелеп куницевих, у калана, росомахи і борсука також спостерігається збільшення товщини

коркової кісткової тканини з вентральної сторони під молярами (Рис. 6. 6). Таке додаткове укріплення не тільки збільшує моменти опору, а й збільшує характеристики міцності цих ділянок тіла нижньої щелепи, оскільки коркова кісткова тканина міцніша за губчасту. Збільшена товщина коркової кістки – це, як мінімум, непрямий доказ обробки твердої їжі цими ділянками щелеп (Viknevičius, Ruff, 1992).



Рис. 6. 6. Рентген-знімки нижніх щелеп (вид збоку) калана (А), росомахи (В) та борсука (С), які демонструють збільшення кількості коркової кісткової тканини з вентральної сторони тіла нижньої щелепи під молярами.

6.4.3. Профілі тіла нижньої щелепи куницевих

Для дослідження закономірностей навантажень на тіло нижньої щелепи внаслідок відмінностей у трофічній поведінці хижаків потрібно розглядати зміни у властивостях поперечного перерізу вздовж тіла нижньої щелепи (Viknevičius, Ruff, 1992). Зміни у моментах опору і їх відношеннях в обраних міжзубних проміжках надані у вигляді профілів тіла нижньої щелепи куницевих (індекси значень моментів опору різних проміжків тіла до довжини нижньої щелепи) на Рис. 6. 7.

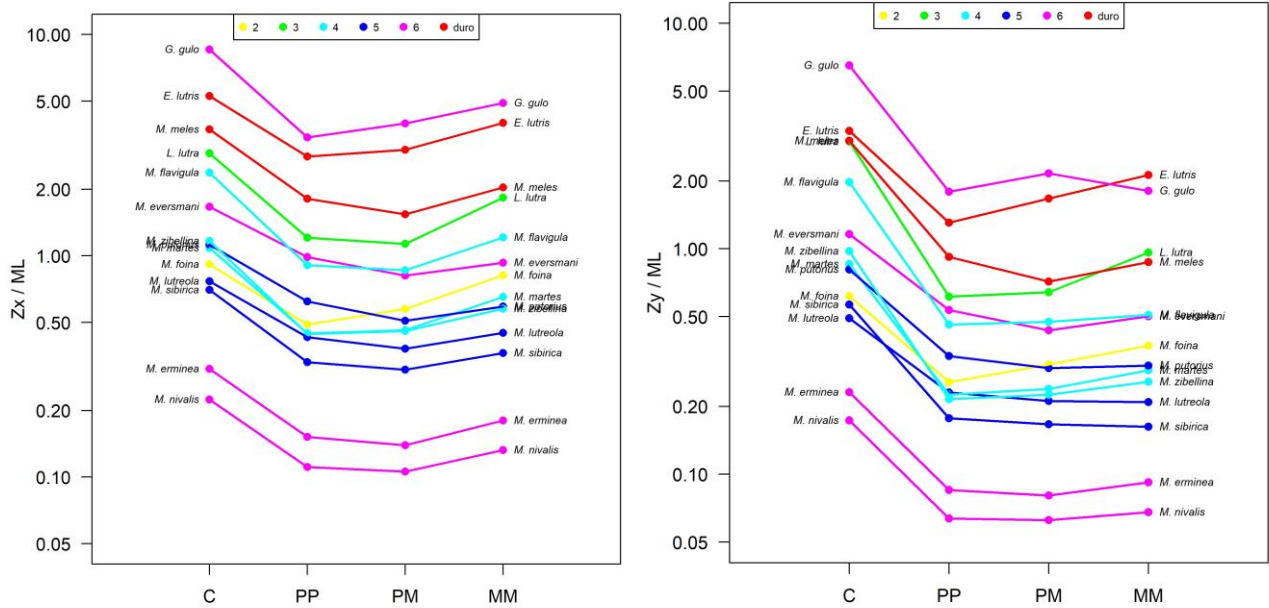


Рис. 6. 7. Дорсовентральні (А) та медіолатеральні (Б) профілі тіла нижньої щелепи куницевих. Значення Z_x/ML та Z_y/ML представлені для міжзубних проміжків за іклом (С), р3р4 (РР), р4м1 (РМ), м1м2 (ММ).

Всі куницеві мають дорсовентрально і особливо медіолатерально укріплену область симфізу (значення Z_x/ML та Z_y/ML цієї ділянки перевищують ці значення в інших проміжках тіла нижньої щелепи, окрім Z_xC/ML кам'яної куниці) з досить різким переходом від найближчого проміжку РР (Рис. 6. 7). Схожа картина спостерігається і у котячих, на відміну від собачих і гієнових (Therrien, 2005). Це може свідчити про значні навантаження на симфіз у куницевих.

У представників *Mustela* схожі дорсовентральний і медіолатеральний профілі тіла нижньої щелепи (Z_x/ML та Z_y/ML). Їхні профілі мають плавні переходи значень моментів опору проміжків і показують сильне тіло нижньої щелепи в передній частині (в проміжку РР), що свідчить про потужні вбиваючі укуси іклами. Спостерігається рівномірне збільшення дорсовентрального укріплення передньої частини нижньої щелепи у *Mustela* (перехід значень

Z_x/ML від проміжку PP до С більш плавний, ніж у інших куницевих). Також помітно, що дрібні *Mustela* – горностай та ласка – мають більш вигнуті профілі тіла нижньої щелепи.

На відміну від котячих (Therrien, 2005) у куницевих не спостерігається значного послаблення дорсовентрального і медіалатерального укріплення тіла нижньої щелепи в проміжку РМ, що свідчить про більші навантаження на цю ділянку у куницевих порівняно з котячими, оскільки щелепи котячих в цих ділянках пристосовані переважно для розрізання м'яса, а куниці споживають при цьому і кістки здобичі. У інших представників куницевих помітний нахил від заднього кінця щелепи (проміжок ММ) до переднього кінця (проміжок РР), що свідчить про більш укріпленні тіла нижньої щелепи в задньому кінці, ніж в передньому. Особливо крутий нахил значень від проміжку ММ спостерігається у видри. У росомахи помітне значне медіолатеральне укріплення тіла нижньої щелепи в проміжку РМ, що може бути пов'язане з розгризанням великих кісток хижацькими зубами. Проте, в задньому кінці щелепи значне медіолатеральне послаблення тіла нижньої щелепи на відміну від усіх інших куницевих. Калан відрізняється значним і рівномірним медіолатеральним укріпленням тіла нижньої щелепи у напрямку до заднього кінця.

Для більшості досліджених куницевих спостерігаються схожі закономірності значень Z_x/Z_y вздовж тіла нижньої щелепи (Рис. 6. 8). У всіх куницевих значення відношення Z_x/Z_y для симфізу найнижче серед інших проміжків, що свідчить про зростання ролі адаптації симфізу до кручення у куницевих, особливо у видри, у якої значення відношення менше 1, що говорить про більше медіолатеральне укріплення симфізу, ніж дорсовентральне. У всіх досліджених видів, окрім борсука та світлого тхора, є певне зниження значень відношення для проміжку РМ за рахунок зменшеного дорсовентрального укріплення (Рис. 6. 7), що свідчить про певне послаблення напруження від згину в цій ділянці. Також у досліджених видів, окрім борсука, світлого тхора та калана

спостерігається збільшення значень відношення Z_x/Z_y для проміжків РР та ММ. Отже, нижні щелепи куницевих адаптовані до сильного укусу як іклами, так і хижацькими зубами. Так, у м'ясоїдних куницевих на відміну від котячих нижня щелепа адаптується не тільки для потужного укусу іклами, а й для споживання скелету здобичі, тобто для сильного кусання в двох місцях: іклами і хижацькими зубами. Для майже всіх досліджених куницевих найбільше дорсовентральне укріплення тіла нижньої щелепи спостерігається в проміжку ММ, що може свідчити про велике напруження в цій області, як від згину під час потужного укусу іклами, так і при сильному укусі хижацькими зубами. Також помітно, що більш всеїдні куницеви (представники *Martes*) мають більш овальні тіла нижньої щелепи (Рис. 6. 8) пристосовані до простого згину. Тобто, на нижні щелепи всеїдних діють більше сагітальні навантаження від укусу зубами. Гіперхижі *Mustela* мають більш круглі тіла нижніх щелеп, що свідчить про адаптацію до захоплення великої здобичі, що чинить опір і спричинює значні поперечні навантаження.

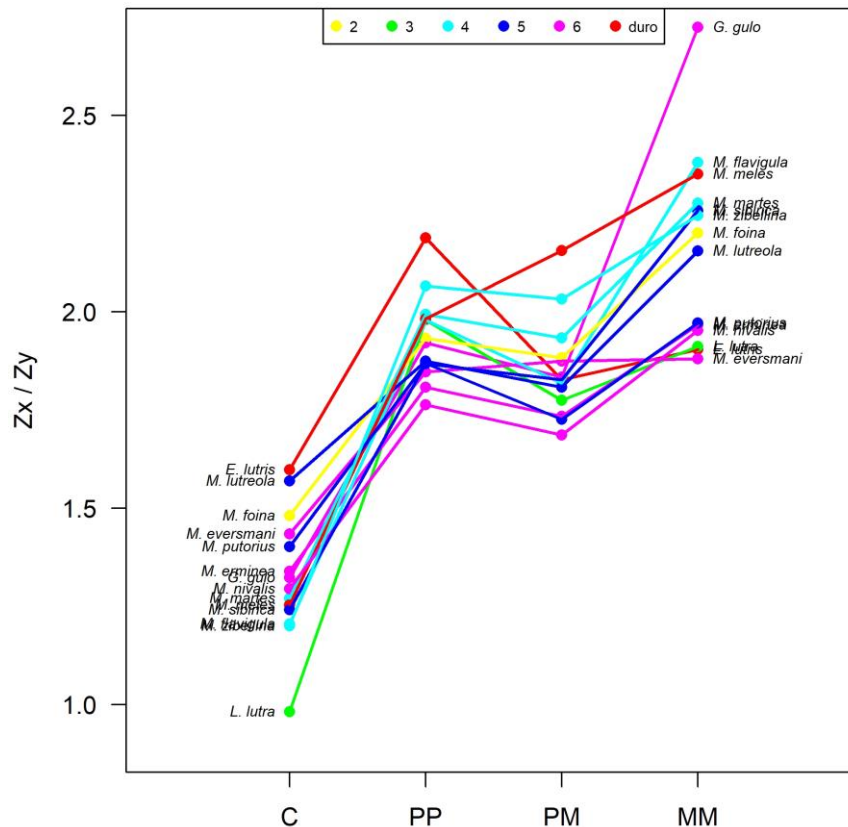


Рис. 6. 8. Профілі тіла нижньої щелепи куницевих за значеннями Z_x/Z_y для різних міжзубних проміжків.

Від загальної закономірності у розподілі кісткової тканини відносно дорсовентральної і медіолатеральної площин помітно відрізняються декілька видів, особливо калан, росомаха та борсук. Так, у калана спостерігається різке зростання відношення Z_x/Z_y в проміжку PP, що обумовлене значним зменшенням медіолатерального укріплення в цьому проміжку (Рис. 6. 7Б), а отже послабленою дією поперечних сил. Це відрізняється від закономірностей, що спостерігаються у гієни, у якої в проміжку PP тіло нижньої щелепи укріплене не тільки дорсовентрально, а й медіолатерально для протистояння поперечному згину і крученню (Viknevičius, Ruff, 1992). На відміну від проміжку PP, в проміжках PM і MM ці значення низькі за рахунок значного збільшення медіолатерального укріплення. Це може бути пов'язане з тим, що розтирання

твердих харчових об'єктів молярами супроводжується бічними рухами щелепи. В такому випадку тіло нижньої щелепи зазнає, окрім сагітального, додаткове поперечне навантаження, особливо під час укусу однією стороною щелепи, коли тіло нижньої щелепи протистоїть крученню. Борсук має найбільше значення Z_x/Z_y для проміжку РМ за рахунок зменшеної медіолатеральної підпорки. Це може відображати особливості обробки їжі борсуком, який роздавлює харчові об'єкти не тільки молярами, а й премолярами. В цілому, тіло нижньої щелепи у борсука проявляє ознаки всеїдних – воно овальної форми, що свідчить про незначні поперечні навантаження на щелепи. Росомаха відрізняється від інших куніцевих найвищим значенням Z_x/Z_y в проміжку ММ, що, можливо, пов'язано з адаптацією до розгризання кісток великих тварин молярами. До того ж у росомахи в проміжку ММ додається опір навантаженням від потужного укусу іклами, оскільки росомаха також полює на велику здобич і є гіперхижаком.

Невеликі значення відношень Z_x/Z_y в проміжку ММ у калана і світлого тхора свідчать про значні поперечні навантаження в цих ділянках, можливо від потужних односторонніх укусів. Також збільшення медіолатерального укріплення тіла нижньої щелепи у цих видів, а також у росомахи в проміжку РМ, може відбуватись внаслідок збільшення ширини тіла нижньої щелепи для розміщення збільшених хижацьких зубів.

Видра має товсте тіло нижньої щелепи в задньому кінці (має одні з найнижчих значень відношення Z_x/Z_y в проміжках ММ та РМ) і найдовший симфіз.

Висновки Розділу 6

Mustela мають більші значення моментів опору поперечного перерізу, а отже, мають більш зміцнене тіло нижньої щелепи відносно дорсовентральної та медіолатеральної осей, ніж *Martes*. В проміжку за іклом, що характеризує

розміри симфізу, у куницевих з довгими щелепами значення моментів опору схожі. Значення моментів опору зростають у напрямку до заднього кінця нижньої щелепи (проміжок ММ) у калана і росомахи.

За значеннями моментів опору поперечного перерізу дрібні куницеві схожі на котячих, а крупні – на собачих. За розподілом кісткової тканини відносно дорсовентральної та медіалатеральної площини (відношення Z_x/Z_y) куницеві схожі на котячих та відрізняються від собачих (куницеві мають більш круглі поперечні перерізи тіла нижньої щелепи). У собачих та куницевих спостерігається значуще зростання величини відношення Z_x/Z_y в проміжку ММ, а у гієни – в проміжку РМ.

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. Більш всеїдні представники роду *Martes* мають, подібно до собачих, більш витончені тіла нижніх щелеп, проте, все одно, мають міцніші щелепи, ніж собачі. Як показали рентген-знімки нижніх щелеп куницевих, у калана, росомахи і борсука спостерігається збільшення товщини коркової кісткової тканини з вентральної сторони під молярами, як було показано для собачих та гієнових (Viknevičius, Ruff, 1992).

РОЗДІЛ 7. МІЦНІСТЬ ТІЛА НИЖНЬОЇ ЩЕЛЕПИ ТА ЗУБІВ КУНИЦЕВИХ

7.1. Міцність S

В таблиці 7. 1 наведені значення міцності при згині та при косому згині для тіла нижньої щелепи та ікл. Міцність і тіла нижньої щелепи, і ікл найменша при косому згині ($p < 0,0001$) – косий згин найнебезпечніший. У досліджених видів куницевих верхні ікла менш міцні, ніж нижні, окрім калана (верхні міцніші, ніж нижні, $p = 0,001$).

Тіло нижньої щелепи в проміжку ММ має найменшу міцність серед інших проміжків тіла, окрім видри (міцність ММ не відрізняється від РМ, $p = 0,92$). Отже, в тілі нижньої щелепи куницевих проміжок ММ є небезпечним перерізом, а нижня щелепа не є балкою рівного напруження. У дурофагів (калан, борсук, росомаха) міцність тіла при згині в проміжку ММ приблизно в 2 рази менша, ніж в проміжку РР (Табл. 7. 1), у видри і представників *Martes* – менше, ніж в 2 рази, а у представників *Mustela* – більше, ніж в 2 рази більша міцність в проміжку РР, ніж в ММ.

Було порівняно міцність хижацьких зубів під час згину відносно осі у та стиску (Табл. 7. 2). Для всіх видів міцність хижацьких зубів при згині відносно осі у менша, ніж при стиску ($p < 0,0001$) – згин більш небезпечний, ніж стиск.

Таблиця 7. 1

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 (Pm4 міцніший, ніж m1, $p < 0,0001$) та калана, у якого хижацькі зуби за міцністю при стиску не відрізняються ($p = 0,97$), а при згині Pm4 значущо міцніший.

Таблиця 7. 2

Значення міцності при згині та стиску для хижацьких зубів

Види	S_y		S_c		
	m1	Pm4	m1	Pm4	M1
<i>G. gulo</i>	16,33	10,67	145,75	116,68	62,29
<i>E. lutris</i>	43,94	55,71	160,92	160,83	197,30
<i>M. meles</i>	10,72	9,42	77,58	51,82	116,59
<i>L. lutra</i>	8,27	12,64	62,91	73,76	47,66
<i>M. flavigula</i>	3,81	3,51	40,48	38,59	34,03
<i>M. martes</i>	2,71	1,76	27,26	20,00	27,95
<i>M. zibellina</i>	2,56	1,83	25,05	20,41	27,41
<i>M. foina</i>	3,04	2,20	29,97	23,23	25,72
<i>M. eversmani</i>	1,80	1,45	19,47	16,54	8,29
<i>M. putorius</i>	1,54	1,24	18,20	15,51	10,49
<i>M. lutreola</i>	1,30	1,03	15,27	12,81	9,76
<i>M. sibirica</i>	1,10	0,84	12,97	11,00	8,20
<i>M. erminea</i>	0,64	0,45	7,60	5,84	4,37
<i>M. nivalis</i>	0,40	0,32	4,60	4,01	2,85

Примітка: S_y – міцність при згині відносно осі у, S_c - міцність при стиску; m1 – нижній хижацький зуб, Pm4 – верхній хижацький зуб.

Верхній останній моляр M1 менш міцний, ніж m1 ($p < 0,0001$), окрім калана, борсука, соболя (міцність m1 < M1, $p < 0,0001$) і *M. martes* (не відрізняються за міцністю, $p = 0,06$). Також M1 менш міцний, ніж Pm4 ($p < 0,0001$), окрім калана, куниць, соболя і борсука (міцність Pm4 < M1, $p < 0,0001$).

7.2. Критичні сили укусу F_{cr}

При обчисленні критичних значень сил укусу використовуються межі міцності структур. З урахуванням меж міцності матеріалів виявилось, що при стиску з розколюванням хижацькі зуби витримують менші навантаження, ніж при згині відносно осі y ($p < 0,0001$, Табл. 7. 3). Тому, для порівняння з критичними силами інших структур було взято показники при стиску з розколюванням (Рис. 7. 1).

Таблиця 7. 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 y , F_{crc} - критична сила укусу при стиску; m1 – нижній хижацький зуб, Pm4 – верхній хижацький зуб.

Для порівняння максимальних (критичних) навантажень, які може витримати щелепний апарат куницевих, були використані структури з найменшими показниками міцності (див. Табл. 7. 1 та 7. 2): 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 (Рис. 7. 1).

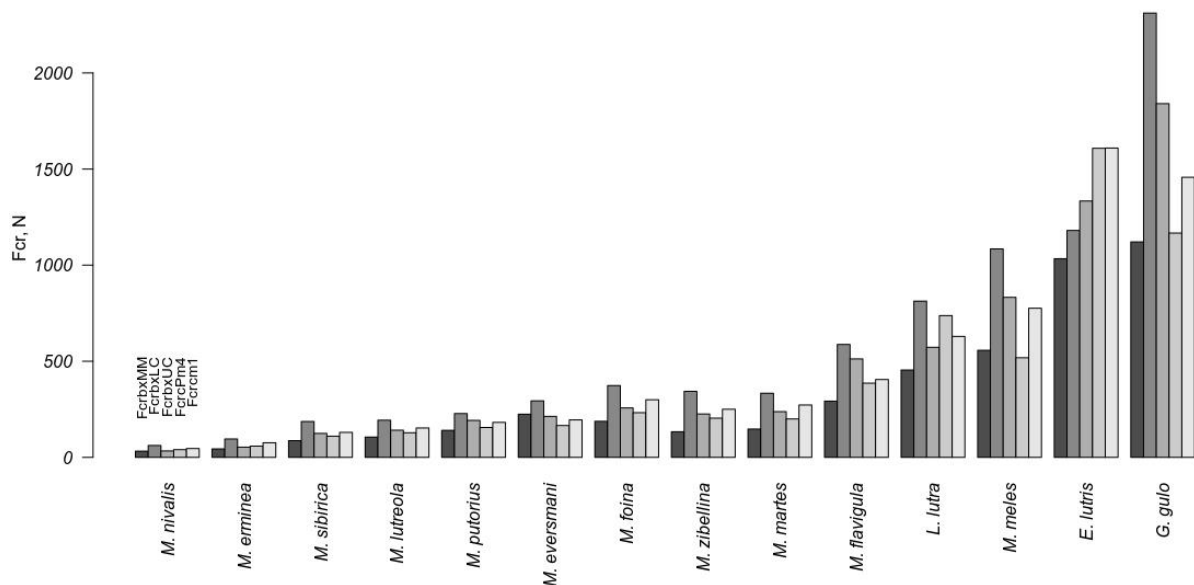


Рис. 7. 1. Середньовидові значення критичних сил укусу F_{cr} тіла нижньої щелепи в проміжку ММ, хижацьких зубів та іклів куницевих.

Верхні ікла витримують більші навантаження, ніж тіло нижньої щелепи у проміжку ММ, окрім світлого тхора і ласки (не відрізняються, $p = 0,34$ і $p = 0,69$). Також верхні ікла витримують більші навантаження, ніж верхній хижацький, окрім калана, видри, горностаю, ласки (у них навпаки і значущо відрізняються). Нижні ікла витримують більші навантаження, ніж хижацькі при стиску, окрім калана (навпаки, $p < 0,0001$).

У більшості куницевих Рm4 витримує більші навантаження, ніж тіло нижньої щелепи в проміжку ММ. У росомахи, борсука та темного тхора критичні навантаження цих структур не відрізняються ($p = 0,09$, $p = 0,13$ та $p = 0,06$), а у світлого тхора навпаки – критичне навантаження Рm4 < ММ ($p < 0,0001$). m1

також витримує більші навантаження, ніж тіло в проміжку ММ, окрім світлого тхора (критичне навантаження $m1 < MM$, $p = 0,02$).

Отже, 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 росомахи, борсука і темного тхора, у яких верхній хижацький зуб має схожі значення критичних сил з проміжком ММ.

7.3. Запаси міцності k

Для обчислення запасу міцності щелепного апарату куницевих були обрані три найнебезпечніші структури (які витримують найменші навантаження) (див. рисунок 7. 1): тіло нижньої щелепи в проміжку ММ під час згину, верхній хижацький зуб під час стиску з розколюванням (у видри нижній хижацький), верхнє ікло під час згину (у калана – нижнє ікло). Запаси міцності обчислені для 10 видів куницевих, для яких доступні дані обрахованих сил укусу іклами F_C та молярами F_M , подані у таблиці 7. 4 (докладніше див. в опублікованому тексті (Романюк, 2011)).

Таблиця 7. 4

Значення обрахованих сил укусу, критичних сил укусу та запасів міцності для тіла нижньої щелепи в міжзубному проміжку MM, верхнього ікла UC та верхнього хижацького зуба Pm4

Види	F_C	MM		UC		F_M	Pm4	
		F_{crbx}	k	F_{crbx}	k		F_{crc}	k
<i>G. gulo</i>	560,92	1121,09	2,00	1840,27	3,28	928,24	1166,78	1,26
<i>E. lutris</i>	783,69	1033,52	1,32	1180,78*	1,51	1306,08	1608,34	1,23
<i>M. meles</i>	367,66	557,21	1,52	832,42	2,26	681,27	518,16	0,76
<i>L. lutra</i>	280,6	454,57	1,62	572,60	2,04	431,72	629,14**	1,46
<i>M. martes</i>	141,01	147,36	1,05	237,69	1,69	245,79	199,96	0,81
<i>M. zibellina</i>	134,1	133,42	0,99	225,70	1,68	225,99	204,06	0,90
<i>M. eversmani</i>	131,27	224,38	1,71	213,15	1,62	208,79	165,40	0,79
<i>M. putorius</i>	102,67	140,50	1,37	192,19	1,87	163,65	155,14	0,95
<i>M. lutreola</i>	86,11	105,67	1,23	141,38	1,64	139,3	128,13	0,92
<i>M. nivalis</i>	26,14	32,16	1,23	33,37	1,28	42,33	40,13	0,95

Примітка: F_C – обрахована сила укусу іклами, F_M – обрахована сила укусу хижацькими зубами; F_{crbx} – критична сила укусу при згині відносно осі x, F_{crc} – критична сила укусу при стиску з розколюванням; k – запас міцності; * – значення для LC, ** – значення для ml.

7.4. Обговорення

7.4.1. Згинаючі моменти і міцність тіла нижньої щелепи

Великі сили під час укусу іклами в коротких щелепах спричиняють згинаючий момент схожої величини, як від слабшого укусу іклами в довгих щелепах (Рис. 7. 2). Тому, довгі щелепи повинні бути адаптовані витримувати напруження при згині ще й в силу своєї довжини. Отже, необхідність збільшувати міцність при згині залежить від двох параметрів: біомеханічного

оточення, тобто трофічної спеціалізації (твердість харчових об'єктів, розмір здобичі), та згинаючого моменту (співвідношення сили укусу та довжини плеча моменту, який залежить і від довжини щелепи).

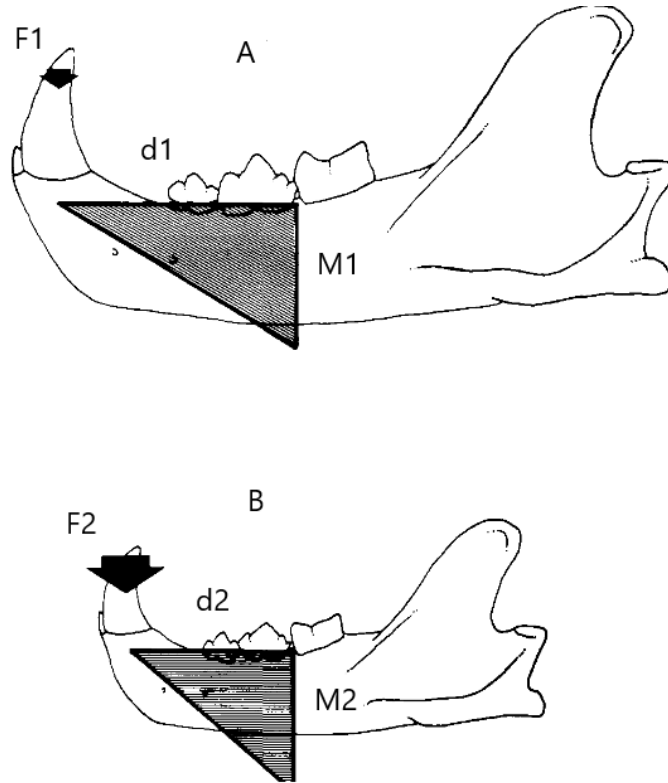


Рис. 7. 2. Згинаючі моменти (M) двох нижніх щелеп різної довжини ($d1 > d2$) і значень сил укусу іклами ($F1 < F2$). $M1 = M2$. Рисунок взято з *Viknevičius, Ruff (1992)*.

Якщо відомі особливості трофічної спеціалізації виду (розмір здобичі, твердість їжі, метод вбивства здобичі), можна спрогнозувати величину і напрямок навантажень на щелепний апарат, які можуть спричинити деформації певного типу. Щоб тримати напруження на низькому рівні (безпечному для цілісності щелепного апарату) при збільшенні згинаючого моменту збільшуються моменти опору поперечного перерізу – тобто, при збільшенні сили укусу або/і при збільшенні плеча моменту (довжини премолярної області) збільшаться діаметри поперечного перерізу тіла нижньої щелепи, щоб зменшити напруження. Отже,

про можливе максимальне навантаження на щелепний апарат можна судити за показниками міцності S , які залежать від діаметрів тіла нижньої щелепи та довжини її функціональних ділянок, які визначають плече моменту.

Чим менша довжина плеча моменту тіла нижньої щелепи (фактично, чим менша довжина премолярної області), тим менший згинаючий момент, більша міцність структури. Отже, куницеві з короткими щелепами (за рахунок скороченої премолярної області) 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 скороченням премолярної області забезпечує механізм зміцнення нижньої щелепи для збільшення опору силам укусу іклами (Viknevičius, Ruff, 1992).

Більш всеїдні представники хижаків мають тенденцію до подовження щелеп, що спостерігається, наприклад, у собачих та у представників роду *Martes* куницевих. Видовжені щелепи втрачають певні механічні переваги (збільшується важіль для жувальних м'язів, збільшується згинаючий момент), проте дозволяють розміщувати більшу кількість зубів і краще схоплювати дрібну здобич.

7.4.2. Запаси міцності щелепних структур куницевих

Запаси міцності щелепних структур невеликі, у більшості випадків менші

2. Для верхнього хижацького зуба запаси міцності для майже всіх видів менше
1. Це може означати, що прикладену точково обчислену силу укусу молярами, що спричинить розколювання, верхні хижацькі зуби більшості видів не витримують і це призведе до поломки зуба або сколювання емалі. Ще однією причиною таких низьких значень запасів міцності можуть бути завищені значення обрахованих за черепом сил укусу, про що свідчать близькі до 1

значення запасів міцності деяких видів для проміжку ММ. Широкий діапазон значень обрахованих за черепом сил укусу у різних авторів (Christiansen, 2007b; Christiansen, Adolfssen, 2005; Christiansen, Wroe, 2007; Sakamoto et al., 2010; Wroe et al., 2005) також свідчить про те, що метод Thomason (1991) потребує вдосконалення і ретельного підбору проєкцій черепа для визначення площин, які займали жувальні м'язи.

Можливо, більш надійним шляхом є визначення сил укусу за вагою здобичі, яку може вполювати хижак, або за міцністю об'єктів живлення (Christiansen, Adolfssen, 2005). Так, наприклад, якщо ласка вполювала пацюка вагою 400 г, то на тіло нижньої щелепи буде діяти сила $F = 4 \text{ Н}$ ($400 \text{ г} \approx 4 \text{ Н}$). Якщо здобич чинить опір – виривається в щелепах у хижака, напруження в тілі нижньої щелепи в проміжку ММ під час косоного згину буде складати $33,33 \text{ Н/мм}^2$ ($\sigma = F/S_{ob}$). Межа міцності кісткової тканини на розтяг дорівнює 120 Н/мм^2 , отже запас міцності (межа міцності / напруження) складатиме 3,6. У випадку простого згину (хижак тримає мертву здобич у щелепах) напруження складатиме $14,81 \text{ Н/мм}^2$, а запас міцності 8,1.

7.4.3. Міцність зубів куницевих

Запас міцності у ікл більший, ніж у тіла нижньої щелепи в проміжку ММ (небезпечний переріз) та у верхнього хижацького зуба. Проте, за спостереженнями Van Valkenburgh (2009) у куницевих спостерігається 10% екземплярів зі зламаними іклами, 2% – зі зламаними хижацькими зубами, а менше 1% – для інших зубів. Поломки зубів часто виникають у видів, які розгризають тверді об'єкти живлення (кістки, мушлі), та внаслідок контакту зуба з кісткою у видів, які схильні повністю з'їдати здобич. Так, наприклад, у котячих, які майже виключно міофаги, найнижчий відсоток особин зі зламаними зубами серед інших родин хижих, а куницеві посідають друге місце після гієнових за відсотком особин зі зламаними зубами (Van Valkenburgh, 2009).

Великі значення міцності ікл пов'язані з тим, що міцність ікл обрхована для області з найбільшим поперечним перерізом під час згину – біля шийки зуба, тоді як ікла мають конусоподібну форму. Полумки частіше пов'язані з верхньою частиною ікл, де поперечний переріз, а отже і міцність, набагато менші. Проте, зменшення площі поперечного перерізу менш суттєве, ніж різкість переходу (Александр, 1970). Особливо це стосується міцності при згині, яка досліджується у ікл, оскільки напруження під час згину зменшується до нуля на вільному кінці балки (на верхівці ікл). Отже, під час згину чи косоого згину найбільше напруження буде біля закріпленого кінця зуба і, якщо навантаження перевищить межу міцності, ікло зламається в районі шийки зуба. При цьому, для тіла нижньої щелепи таке навантаження спричинить згин з розтягом або розтяг (Рис. 7. 3А), які призводять до менших деформацій, ніж простий згин. Отже, навантаження, яке спричинює згин ікла і може призвести до поломки зуба в районі шийки, призведе до значно менших напружень в тілі нижньої щелепи і не спричинить поломку тіла нижньої щелепи. До того ж, при кусанні на тіло нижньої щелепи передається менше навантаження, ніж зазнає зуб, завдяки механізмам амортизації (Окушко, 2005). Додаткову міцність при згині іклам надає їх зігнута форма.

Часті поломки 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 (Рис. 7. 3В).

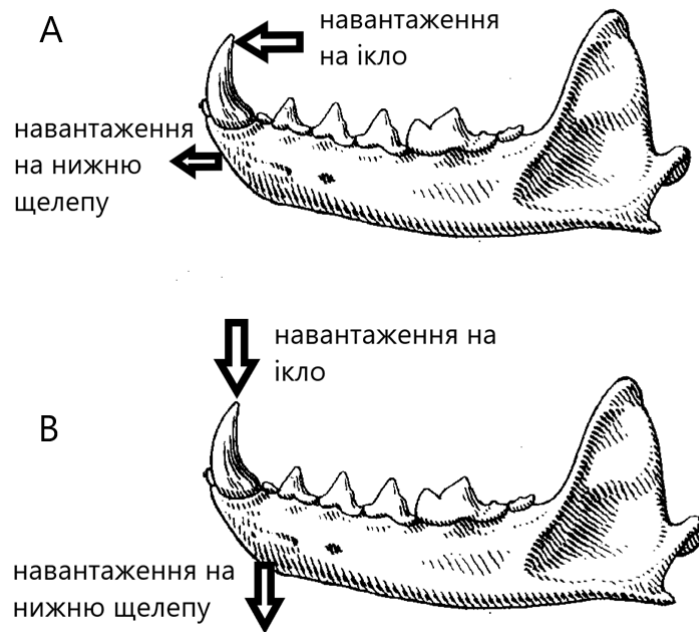


Рис. 7. 3. Різні випадки навантажень на ікла: А – навантаження, яке спричиняє згин ікла, тіло нижньої щелепи при цьому зазнає розтяг або згин з розтягом; В – навантаження, яке спричиняє стиск або зсув ікла, тіло нижньої щелепи зазнає при цьому згин.

Нижні ікла міцніші за верхні приблизно в 1,4 рази (не враховуючи калана, у якого верхні міцніші нижніх ікл, див. таблицю 7. 1). Найбільша різниця в міцності (в 1,9 раз) спостерігається у горностая та ласки. Менша міцність верхніх ікл пов'язана з тим, що вони мають менший діаметр і більшу довжину. Нижні хижацькі зуби міцніші за верхні приблизно в 1,3 рази (не враховуючи калана і видри, у яких верхні хижацькі зуби міцніші нижніх). Верхні хижацькі зуби по всім параметрам (довжина, ширина, висота) менші за нижні.

Ікла використовуються при схопленні, утриманні та вбивстві здобичі. Глибоке поранення іклами, яке ефективно для забезпечення надійного утримання здобичі та вбивства, типове для котячих і куніцевих (Ewer, 1973). При цьому здобич, що чинить опір, може навантажувати ікла (і весь щелепний апарат) в непередбачуваних напрямках та на біля-максимальних рівнях

(Alexander, 1981, Viknevičius, Van Valkenburgh, 1996). Отже, з одного боку, форма ікл повинна забезпечити їх ефективне функціонування під час вбивства і утримання здобичі, а з іншого боку, мати достатню міцність для опору навантаженням. Тому, нижні ікла більш короткі і тупі для забезпечення більшої надійності.

Розміри і форма хижацьких зубів, окрім забезпечення достатньої міцності при обробці об'єктів живлення, можливо більш пов'язані з функціональним аспектом – забезпечити оптимальну поверхню для розрізання та жування їжі. Це стосується і верхнього моляра, який забезпечує поверхню для жування. Верхні моляри (M1), як правило, менш міцні, ніж хижацькі зуби, особливо у хижих представників куницевих. Зі збільшенням функції жування у всеїдних зростає міцність M1. У калана та борсука M1 помітно міцніші за хижацькі зуби (Табл. 7. 2), що пов'язано зі збільшенням розміру M1 для забезпечення великої площі жувальної поверхні у зв'язку зі споживанням твердої / жорсткої їжі цими видами. При цьому, у росомахи, як розгризала великих кісток, не спостерігається збільшення M1 – вона зберігає зубну систему, характерну для хижих представників куницевих з переважанням ріжучої поверхні молярного комплексу.

Найбільшу критичну силу у всеїдних та дуорофагів (борсук, калан) витримує M1, у м'ясоїдних – тіло нижньої щелепи в проміжку PP та PM.

7.4.4. Нижня щелепа як балка рівного напруження (або міцності) при згині

Зі збільшенням відстані від точки укусу збільшується згинаючий момент (Fd), а отже, збільшується напруження або зменшується міцність ($S = 1/\sigma$). Щоб оптимально укріпити тіло нижньої щелепи, потрібно збільшувати моменти опору Z у напрямку до заднього кінця щелепи, щоб напруження не зростало, залишаючись мінімальним ($\sigma = Fd/Z$) або, щоб не зменшувалась міцність ($S =$

Z/Fd). Збільшувати Z можна або за рахунок висоти тіла нижньої щелепи (економія матеріалу складе 50%), або за рахунок ширини тіла (економія матеріалу складе 33%) (Кинасошвили, 1968), або комбінуючи збільшення висоти і ширини. Якщо розглядати випадок укусу іклами, коли навантаження діє перпендикулярно довгій осі тіла нижньої щелепи (випадок простого сагітального згину), то для збереження оптимальної постійної міцності повинен збільшуватись Z_x пропорційно збільшенню згинаючого моменту. Серед кунцевих у більшості видів Z_x в проміжку ММ дійсно найбільший (Табл. 6. 1), але майже у всіх видів, окрім видри, значення міцності тіла нижньої щелепи зменшуються у напрямку до заднього кінця щелепи, тобто Z_x збільшується не пропорційно збільшенню d (Табл. 7. 1). Міцність тіла нижньої щелепи в проміжку РР у всіх видів найбільша – приблизно в 2 рази більша за міцність тіла в проміжку ММ (у калана, борсука та росомахи приблизно в 2 рази, у видри і *Martes* – менше, ніж в 2 рази, а у *Mustela* – більше, ніж в 2 рази більша міцність в проміжку РР, ніж в ММ). Що свідчить про суттєвий вплив на передній кінець щелепи інших деформацій, окрім згину. При згині в коротких балках на передньому кінці в місці дії навантаження зростають поперечні навантаження, які викликають зсув. Також, при односторонньому укусі іклами нижня щелепа зазнає кручення. А при вбивстві здобичі передній кінець щелепи і ікла зазнають великих навантажень в різних напрямках.

Отже, невідповідність реальних значень міцності тіла нижньої щелепи теоретичним свідчить про пристосування щелепного апарату до інших типів навантажень, окрім простого сагітального згину.

7.4.5. Чому у гіперхижаків укріплений передній кінець нижньої щелепи?

Найбільший згинаючий момент спостерігається під час укусу іклами, тобто, коли навантаження діє на передній кінець нижньої щелепи, спричинюючи її згин. Найбільше напруження зазнає задній кінець щелепи біля зчленівного відростка. На передньому кінці, де діє навантаження, нормальне напруження дорівнює нулю. Проте, дотичні напруження можуть досягати значної величини на кінці короткої балки (Кинасошвили, 1968). Також на кінці короткої балки може мати істотне значення зсув. У гіперхижаків, таких як *Mustela* або котячі, нижні щелепи короткі, тому, щоб протистояти збільшеним поперечним навантаженням на передньому кінці балки, їхні щелепи додатково укріплюються в цьому місці. Також, як показують рентген-знімки щелеп куницевих, товщина переднього кінця щелепи залежить від кореня ікла (Рис. 7. 3). Під час утримання здобичі великі навантаження діють на ікла в різних, непередбачуваних, напрямках. Тому, щоб укріпити ікло, збільшуються не тільки його діаметри, а й його корінь, який закріплює ікло в щелепі та приймає на себе навантаження. Великий корінь збільшує товщину тіла нижньої щелепи в передньому кінці. Можливо також, що корені ікл захищають нейтральний шар тіла нижньої щелепи від зсуву. Великий запас міцності в проміжку РР свідчить про великі навантаження в різних напрямках в цьому проміжку, які можуть спричинити істотні деформації, очевидно більші, ніж від простого згину.

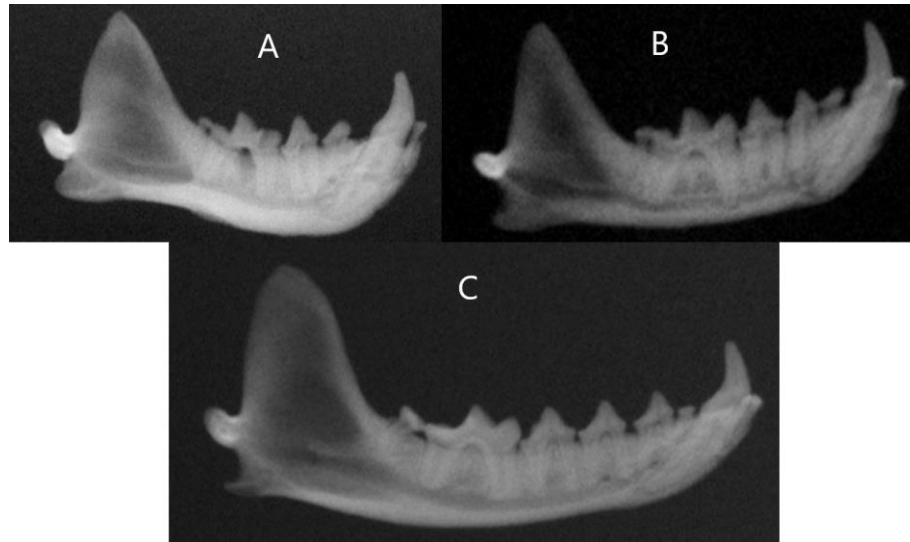


Рис. 7. 3. Рентген-знімки нижніх щелеп (вид збоку) світлого тхора (А), норки (В), куниці (С), які демонструють розміщення кореня ікла в тілі нижньої щелепи.

7.4.6. Чому у хижаків зігнуті нижні щелепи та ікла?

Зігнута форма нижньої щелепи або ікла краще протистоїть згину, адже увігнутий дорсальний край нижньої щелепи або задній край ікла під час згину зазнає розтягнення, а вигнутий вентральний край нижньої щелепи або передній край ікла зазнає стискання. Також зігнута форма дозволяє зменшити плече моменту, зменшуючи і напруження, не зменшуючи при цьому довжину. Це дозволяє, наприклад, зберегти довжину зубного ряду щелепи або розрізувального леза зуба. Також зігнута форма ікл та нижньої щелепи дозволяє краще захоплювати здобич завдяки іншій траєкторії руху. При цьому, незважаючи на зігнутість, від верхівки ікла до його основи прослідковується пряма лінія, що підвищує міцність ікла при повздовжньому навантаженні.

7.4.7. Чому збільшується висота заднього кінця нижньої щелепи у дуорофагів?

Збільшення висоти тіла нижньої щелепи в області молярів прийнято вважати адаптацією до потужних укусів молярами під час обробки твердої їжі (Viknevičius, Ruff, 1992). Дійсно, види, які розгризають, роздавлюють або пережовують тверду їжу мають зміцнене тіло нижньої щелепи під молярами. Але висота тіла нижньої щелепи повинна збільшуватись у напрямку до суглобу не тільки під впливом великих навантажень під час укусу хижацькими зубами, але й через збільшення згинаючого моменту від укусу іклами у напрямку до суглоба. При чому, напруження при згині в проміжку ММ від укусу іклами набагато перевищує напруження при згині і стиску в проміжку ММ від укусу хижацькими зубами. Тобто, зміцнення тіла під молярами складно пояснити протидією деформаціям від простого згину або стиску. У випадку укусу хижацькими зубами балка стає короткою, а відношення довжини балки (відстань від зчленівного відростка до хижацького зуба) до діаметру стає менше 3, що робить істотними дотикові напруження під час згину (Viknevičius, Ruff, 1992) і призводить до деформації зсуву. Збільшення діаметру балки зменшує напруження при зсуві. Отже, збільшення висоти тіла нижньої щелепи під молярами швидше можна вважати пристосуванням до збільшення опору під час зсуву.

Висновки Розділу 7

Показники міцності S залежать від діаметрів структур щелепи та довжини її функціональних ділянок, які визначають плече моменту. Для більшості видів менші показники міцності мають такі структури: тіло нижньої щелепи в проміжку ММ під час згину порівняно з іншими проміжками, верхні хижацькі зуби під час стиску з розколюванням порівняно з нижніми хижацькими зубами (окрім видри та калана) та верхні ікла під час згину порівняно з нижніми іклами

(окрім калана). Міцність тіла нижньої щелепи і ікл найменша при косому згині – косий згин найнебезпечніший.

При обчисленні критичних значень сил укусу враховуються межі міцності матеріалів, що дозволяє порівнювати міцність різних структур жувального апарату. 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 росомахи, борсука і темного тхора, у яких верхній хижацький зуб має схожі значення критичних сил з проміжком ММ. 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 значення обрахованих за черепом сил укусу за методикою Томасона (Thomason, 1991), яка потребує вдосконалення.

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. 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 у гіперхижаків та заднього краю щелепи у дуорофагів важко пояснити тільки опором при згині – можуть мати істотний вплив деформації зсуву в цих ділянках. Як показали рентген-знімки, на товщину переднього краю нижньої щелепи також впливає довжина кореня ікла.

РОЗДІЛ 8. ФОРМА НИЖНЬОЇ ЩЕЛЕПИ ТА ТРОФІЧНА СПЕЦІАЛІЗАЦІЯ

8.1. Вплив таксономії, статі, трофіки та філогенії на форму нижньої щелепи

Прокрустова ANOVA значуща для видової належності ($F = 66,71$, $p < 0,0001$), статі ($F = 1,74$, $p = 0,0005$) та трофічної належності ($F = 33,2$, $p < 0,0001$). Вплив статевих відмінностей на форму нижньої щелепи є значущим у досліджуваних куницевих, але не помітний порівняно з відмінностями виду та трофічних спеціалізацій.

У даних форми нижньої щелепи був виявлений філогенетичний сигнал ($p = 0,02$, перевірка за допомогою перестановочного тесту, кількість повторів: 10000).

8.2. Багатовимірна мінливість форми нижньої щелепи *Mustelidae*

Аналіз головних компонент (PCA) було застосовано до вибірки з 290 нижніх щелеп. Перші три PC становлять 69,4% загальної дисперсії. Перші дві PC пояснюють 54,1% загальної дисперсії. Вони в основному пов'язані з змінами форми гілки нижньої щелепи, довжиною ряду премолярів та з переміщенням жувальної ямки (Рис. 8. 1А). PC1 (30,1% загальної дисперсії) та PC2 (24% загальної дисперсії) відділяють *M. meles* (від'ємні оцінки з максимальним абсолютним значенням PC1), *E. lutris* (максимальне додатне значення PC2) та *L. lutra* (майже максимальні від'ємні оцінки PC2) від інших куницевих (Рис. 8. 1В). *E. lutris* та *M. meles* є найбільш відмінними за PC1. Нижні щелепи з найбільшими за абсолютним значенням від'ємними оцінками PC1 мають розширену гілку (кутовий відросток розміщений більше ззаду, а вінцевий відросток – більше донизу). Найбільші додатні оцінки PC2 пов'язані з видовженням гілки, вінцевий відросток розміщений більше вгору та назад. Відповідно до цього, вінцевий

відросток змінює своє розташування відносно тіла нижньої щелепи, він проектується більше вперед у *L. lutra* та у видів *Martes* та більше назад у *G. gulo* та у видів *Mustela*, і найбільше назад у *E. lutra* (Рис. 8. 1А). Також з нахиленим назад вінцевим відростком пов'язане зміцнене тіло нижньої щелепи (збільшена висота тіла нижньої щелепи). Незважаючи на те, що *E. lutris* та *L. lutra* близькоспоріднені, вони далеко розійшлися в PC2. На відміну від *L. lutra*, *E. lutris* має зміщену назад жувальну ямку та верхівку нижньощелепної гілки, вкорочене нижньощелепне тіло та піднятий зчленівний відросток. *G. gulo* розташований серед *Mustela* в морфпросторі перших двох осей. PC1 корелює з довжиною нижньої щелепи ($R^2 = 17,4\%$, $p < 0,0001$), тоді як PC2 дуже слабо корелює ($R^2 = 1,8\%$, $p = 0,023$) з довжиною щелепи.

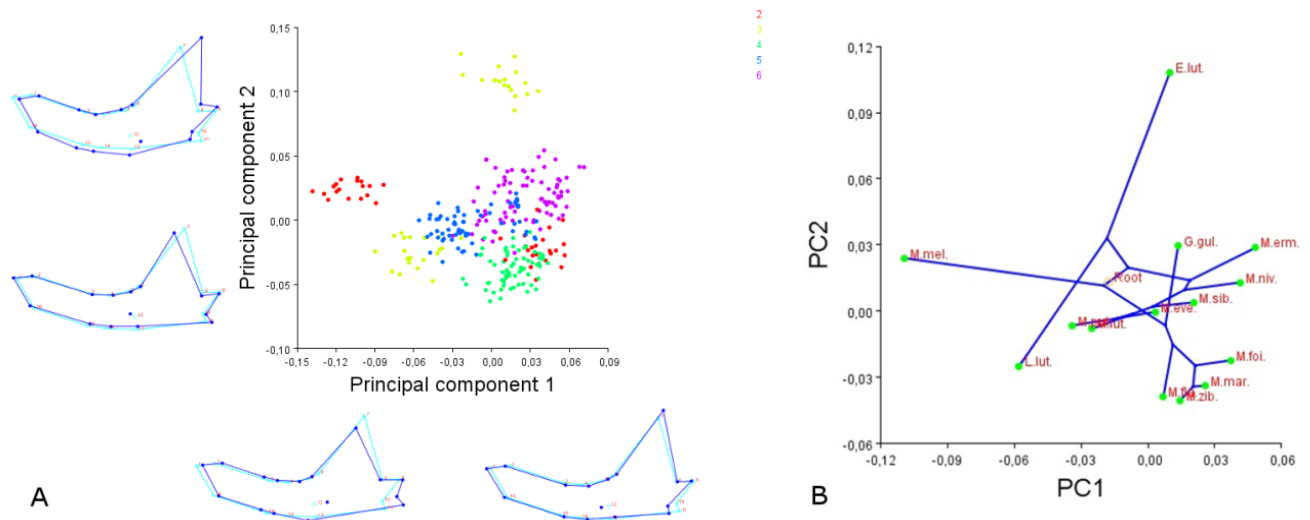


Рис. 8. 1. Мінливість форми нижньої щелепи вздовж перших двох головних компонент. А – Розподіл особин куницевих у просторі PC1 та PC2, забарвлено за трофічними категоріями; каркасні діаграми нижніх щелеп показують найбільші відхилення форми за головними компонентами (темний контур) від усередненої форми (світлий контур); В – Розподіл видових середніх

оцінок РС з накладеною відповідно до реконструйованих предкових значень філогенією.

РС3 (15,2% від загальної дисперсії) описує зміни в довжині та висоті премолярного ряду, довжині ріжучої області та m2 (Рис. 8. 2А) та відокремлює м'ясоїдів (*Mustela*, *Gulo*) від всеїдних куницевих (*Martes*). М'ясоїди, на відміну від всеїдних, мають коротшу і вищу премолярну область, більший хижацький зуб (завдяки більшій ріжучій частині) та менший m2. *G. gulo*, близький родич *Martes*, також близький до *Mustela* вздовж РС3 по довжині та висоті нижньощелепного тіла та пропорціям різних частин молярного комплексу. Варто зазначити, що харза (*M. flavigula*) розміщується ближче до м'ясоїдів вздовж РС3 (Рис. 8. 2В), хоча інші *Martes*, як правило, більш всеїдні.

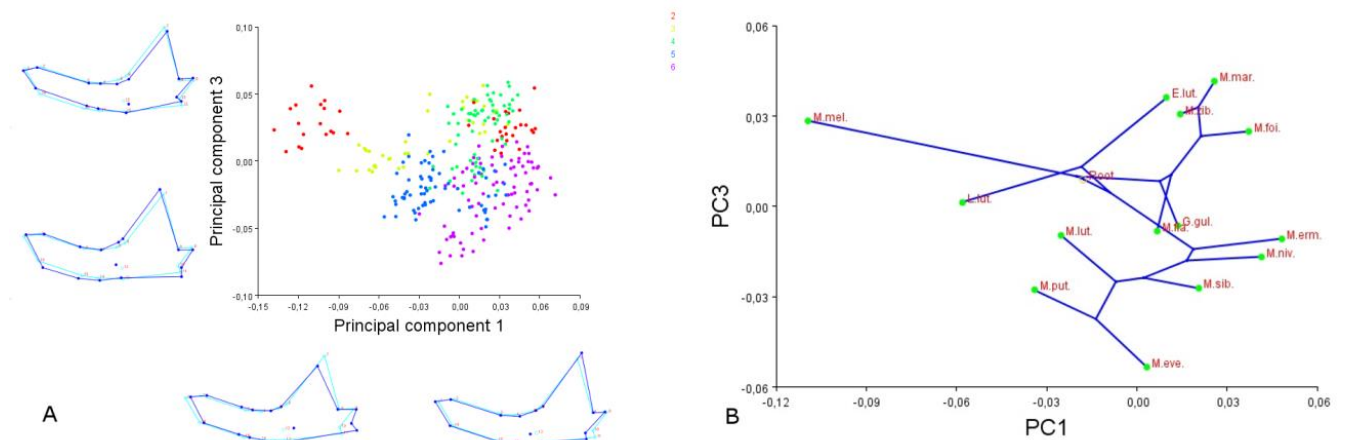


Рис. 8. 2. Мінливість форми нижньої щелепи вздовж РС1 та РС3. А – Розподіл особин куницевих у просторі РС1 та РС3, забарвлено за трофічними категоріями; В – Розподіл середніх конфігурацій видів з відображенням філогенетичних відносин між видами.

8.3. Міжвидові та трофічні відмінності

CVA вилучив 13 канонічних змінних (CV), перші три CV мають найбільший вклад в загальну дисперсію і пояснюють 78,6% загальної дисперсії. Перші дві CV пояснюють разом 59,6% від загальної дисперсії та чітко розділяють особини на чотири групи: 1) *Martes*, 2) *Mustela* + *Gulo*, 3) *Lutra*, 4) *Meles* + *Enhydra* (Рис. 8. 3А). *M. meles* та *E. lutris* мають найбільші додатні значення перших двох CV. Вони представляють найкоротші нижні щелепи (за CV2) з тонкою передньою та товстою задньою частинами тіла нижньої щелепи та найбільш вкорочену ріжучу ділянку молярів (за CV1). *Martes* та *Meles*, які за Christiansen, Wroe (2007) належать до однієї трофічної групи, дуже віддалені один від одного за першими двома осями. Всеїдні *Martes* протилежні м'ясоїдним *Mustela* по довжині області премолярів – мають найдовше і найтонше тіло нижньої щелепи. Росомаха знаходиться серед *Mustela* за формою нижньої щелепи.

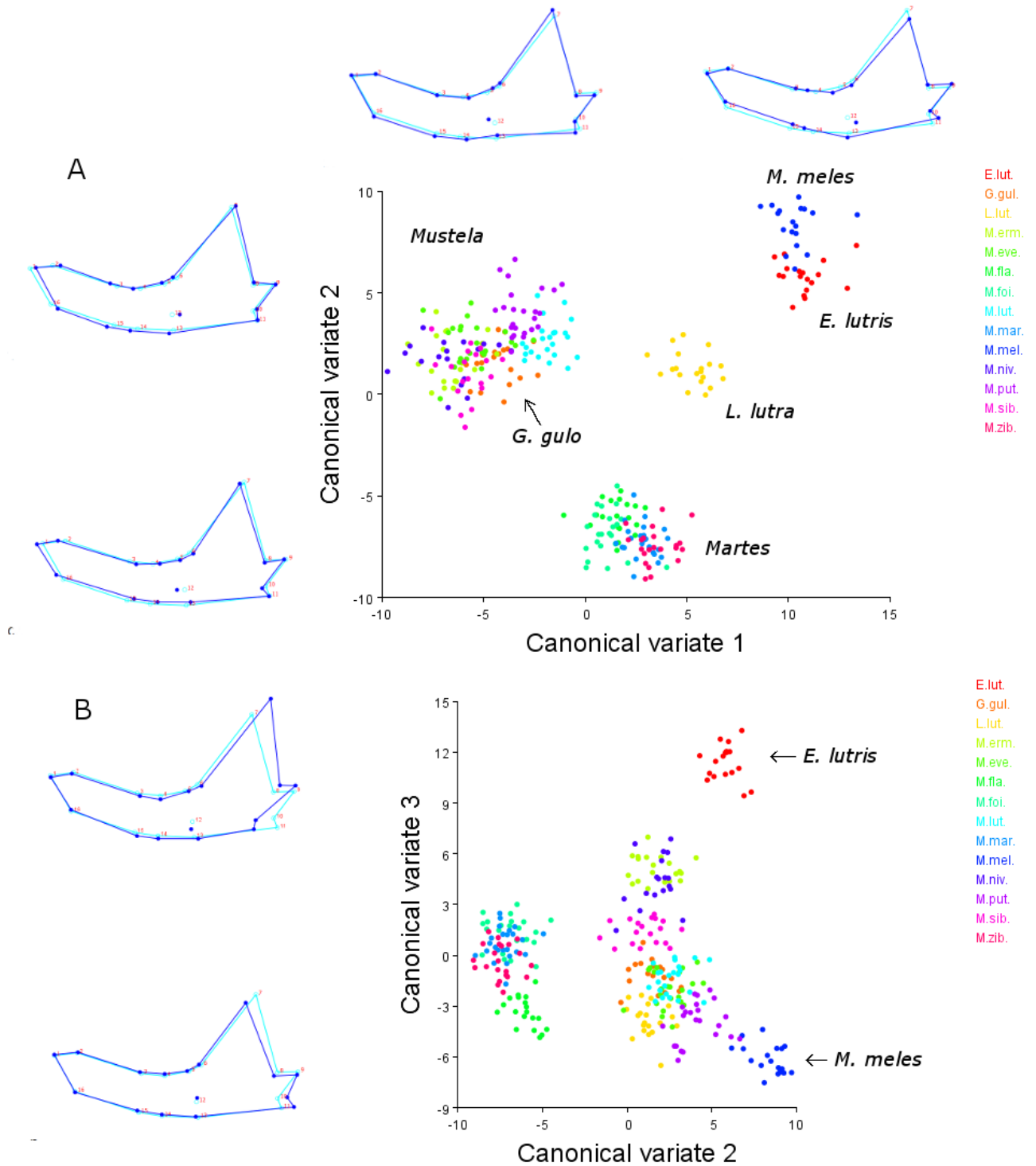


Рис. 8. 3. Розподіл особин куницевих у просторі перших трьох канонічних змінних: А – у просторі CV1 та CV2; В – у просторі CV2 та CV3. Зміни форми нижньої щелепи по відношенню до усередненої форми показані як каркасні діаграми.

Калан та борсук мають найбільші додатні та від'ємні значення CV3 (19% від загальної дисперсії), яка пов'язана з формою нижньощелепної гілки (вінцевим та кутовим відростками) (Рис. 8. 3В). Рід *Mustela* розтягується вздовж третьої осі: дрібні види мають витягнуту та вузьку гілку з видовженим, нахиленим назад вінцевим відростком та зміщеним вперед кутовим відростком (тип гілки калана, або E-тип), а більші за розміром види мають коротку та широку гілку з коротким вінцевим відростком та зміщеним назад кутовим відростком (тип гілки борсука, або M-тип). *Martes* посередині між борсуком та каланом, за виключенням харзи, яка разом з видрою (*L. lutra*) та лісовим тхором (*M. putorius*) найближчі до борсука за формою гілки нижньої щелепи.

Міжгрупові відмінності

Відмінності між досліджуваними куницевидами статистично вірогідні ($\Lambda < 0,0001$, $F(65, 1289) = 134,4$, $p < 0,0001$). Це говорить про значні міжвидові відмінності (Рис. 8. 3). 243 з 290 особин (більш, ніж 80%) були правильно віднесені до видів після процедури джекнайфінгу.

Відмінності між трофічними групами вірогідні ($\Lambda = 0,042$, $F(20,932.9) = 74,63$, $p < 0,0001$), але менш виражені, ніж між видами. Групи 2 та 3 гетерогенні (Рис. 8. 1 – 8. 3), кожна група розділяється на дві окремі підгрупи: калан відокремлюється від видри, а борсук – від всеїдних *Martes*. А інші групи, навпаки, перекриваються: групи 2 та 4 та групи 5 та 6, які, можливо, доцільно об'єднати в групу всеїдних та групу м'ясоїдних, або гіперхижаків.

8.4. Обговорення

8.4.1. Точність методів

Досліджувана конфігурація міток обрана, щоб представити відмінності в товщині нижньощелепного тіла, які відображають відмінності в навантаженнях

на ділянки ікол та хижацьких зубів (Biknevicius, Van Valkenburgh, 1996), в розмірі зубів, в довжині премолярної та молярної ділянки та відмінності в висхідній гілці, відносному розташуванні та розмірі відростків. Обрана конфігурація міток виявляє сильну диференціацію серед родів за нижньощелепною формою. Всі *Mustela* – м'ясоїди, які спеціалізуються на середній та великій здобичі. Рід *Martes* представляє більш всеїдних, *Lutra* – рибоїдний вид. Найбільші види Mustelidae – борсук та калан – дурофаги. Тому, морфологія нижніх щелеп куницевих сильно узгоджена як з філогенетичним походженням, так і з екологічною спеціалізацією.

Варто прийняти до уваги, що щелепа не є ідеально двовимірним об'єктом. Проекції вигнутих відростків будуть дещо відрізнятися від дійсного розташування. Як у калана вінцевий відросток, верхівка якого зігнута всередину, тому він, ймовірно, ще довший, ніж показано в геометричній морфометрії. Проте, в цілому, геометрична морфометрія дозволяє інтерпретувати екоморфологію з високою статистичною точністю. Це підтверджує ряд авторів (наприклад, Meloro, 2011; Navarro, Maga, 2016).

8.4.2. Трофічна класифікація видів куницевих

В цій роботі була використана трофічна класифікація Christiansen, Wroe (2007). Її категорії враховують як особливості спектру живлення, так і розмір здобичі, порівняно з розміром хижака. Така класифікація добре відображає головні навантаження на щелепний апарат від ловлі здобичі. Однак, у цій класифікації враховано не всі трофічні фактори, наприклад, не береться до уваги твердість їжі, яка впливає на спосіб її обробки і по-різному навантажує щелепи. Так, калан явно спеціалізується не на споживанні риби (як виходить за схемою Christiansen, Wroe), а на подрібненні та поїданні морських їжаків та двостулкових, що є одними з основних об'єктів його живлення (Аристов, Барышников, 2001). Борсук генераліст у їжі (Roper, 1994; Rosalino et al., 2005), однак, незважаючи на

свою всеїдність, коли дощові черви більш або менш, в залежності від ареалу та сезону, важливе джерело харчування, він також широко споживає рослинність, яка може включати жорстку їжу, таку як горіхи, коріння, злаки, та розгризає хітинові оболонки жуків (Kruuk, Parish, 1981; Goszczyński et al., 2000). При цьому, споживання рослинності може зайняти перше місце в його раціоні (Ewer, 1973; Аристов, Барышников, 2001). Це призводить до посилення жувальної функції та проявляється у більшому розвитку жувального м'яза у борсука в порівнянні з іншими, більш хижими, куницевами (Абеленцев, 1968). Калан та борсук – види, які найбільше відрізняються від інших куницевих за формою нижньої щелепи (Рис. 8. 1 – 8. 3). Так само, як калан за формою щелепи дуже несхожий на рибоїдних (тобто, на річкову видру в даному випадку), так і борсук істотно відрізняється від всеїдних видів *Martes*. Відмінність борсука від інших всеїдних також підтверджується даними мікропошкоджень зубів (Goillot et al., 2009), за якими борсук ближчий до рослиноїдних хижаків, що, очевидно, пов'язано з жуванням великої кількості жорсткої їжі. Це ставить під сумнів віднесення *E. lutris* і *M. meles* до трофічних категорій рибоїдних та всеїдних за Christiansen, Wroe (2007).

Аналіз форми нижньої щелепи та промірів черепа, нижньої щелепи та зубів підтверджує, що ці групи гетерогенні. Кожна група розділяється на дві окремі підгрупи: група 2 – на *M. meles* і *M. foina*, а група 3 – на *E. lutris* і *L. lutra* (Рис. 4. 1 та 8. 1 – 8. 3). У світлі дослідження впливу трофічної спеціалізації на щелепний апарат, трофічна класифікація повинна відображати харчові об'єкти, які найбільше навантажують щелепний апарат (найбільш тверда/жорстка або велика здобич). Тому, у дисертації пропонується інша трофічна класифікація, яка приймає до уваги і твердість об'єктів: дуорофаги (види, які зазвичай харчуються твердою або жорсткою їжею; див. Figueirido et al., 2013), рибоїдні, всеїдні (харчуються хребетними так само, як безхребетними та рослинами) і м'ясоїдні (переважно або цілком харчуючись м'ясом), які можна поділити на м'ясоїдних,

які спеціалізуються на середній здобичі, та м'ясоїдних, які спеціалізуються на великій здобичі.

8.4.3. Трофічні спеціалізації досліджуваних видів куницевих

Дослідження показало, що форми нижньої щелепи калана, борсука, видри та росомахи більш чітко відокремлені від форм щелеп інших куницевих, якщо враховується філогенія. Найбільша відмінність спостерігається між *E. lutris* і *L. lutra* і в основному пов'язана зі зменшенням довжини і нахилом вперед вінцевого відростка та видовженням тіла нижньої щелепи у *L. lutra*. Попри те, що вони близько споріднені, вони дуже різні за формою нижньої щелепи. Ці істотні відмінності можна пояснити адаптацією до різних раціонів: рибоїдного, який не потребує дроблення, у річкової видри та раціону, який складається з морських їжаків та іншої твердої їжі, у калана. На додаток до відмінностей в раціоні, існують відмінності в стратегіях пошуку їжі: *L. lutra* добуває їжу ротом, а *E. lutris* – лапами (Timm-Davis et al., 2015). З цієї причини, ці два види також навряд чи можна віднести до однієї трофічної групи.

Martes мають тонке та витягнуте тіло нижньої щелепи з розвиненою премолярною областю завдяки більшій кількості премолярів. Це загальна риса всеїдних хижаків (Viknevičius, Ruff, 1992). Дрібні хребетні та безхребетні, які складають значну частку дієти куниць, легко схоплюються довгими щелепами та не навантажують тіло нижньої щелепи так, як велика хребетна здобич, тому щелепи не потрібно додатково зміцнювати. Цікаво, що серед куниць харза ближче до м'ясоїдних (Рис. 8. 1) завдяки вкороченому, глибокому та вигнутому нижньощелепному тілу, збільшеним хижацьким зубам (особливо за рахунок ріжучої області), видовженій вперед жувальній ямці та нижче розташованим зчленівному та кутовому відросткам, що свідчить про більш хиже живлення. Така будова нижньої щелепи характерна для гіперхижаків (Prevosti et al., 2012, Echarri et al., 2017). Дійсно, *M. flavigula* живиться переважно дрібними

копитними та ссавцями та є більш хижою, ніж інші види *Martes*, але залишається переважно всеїдним видом (Новиков, 1956; Аристов, Барышников, 2001) і навіть плодоїдним в субтропіках (Zhou et al., 2008). Превості та ін. (Prevosti et al., 2012) також повідомляють про те, що у гіперхижаків хижацькі зуби розташовуються більш позаду. На відміну від цього, хижі куницеви мають хижацькі зуби, розташовані ближче до переднього краю щелеп, що разом з короткими щелепами забезпечує можливість схоплювати та обробляти велику здобич завдяки великому розкриттю щелеп та надає певну механічну перевагу завдяки більшому внеску в силу укусу контралатеральних сил жувальних м'язів (Biknevicius, Ruff, 1992).

Така ж механічна перевага коротких щелеп спостерігається у калана та борсука. Незважаючи на всеїдність, щелепи борсука добре укріплені, пристосовані до важких навантажень, як щелепи калана. Вочевидь, це пов'язано зі споживанням жорсткої рослинної їжі, яка має такий же вплив на адаптацію нижньої щелепи, як подрібнення твердих морських їжаків. Калан і борсук демонструють адаптації до дуурофагії. Довжина нижньощелепного тіла та ріжучої області молярів вкорочена. Обробка твердої їжі відбувається на збільшених жувальних ділянках молярного комплексу. Таке більш заднє розташування місця трощення твердої їжі максимізує силу укусу разом з невеликим розкриттям щелеп. Спільною рисою куницевих-дуурофагів є зміцнення задньої ділянки тіла нижньої щелепи. На відміну від них, м'ясоїди мають товсту передню частину нижньощелепного тіла. Різниця міцності нижньощелепного тіла між дуурофагами та хижими куницевими пояснюється різницею в навантаженнях від укусів (Figueirido et al., 2013). М'ясоїди використовують сильний укус іклами під час схоплення здобичі, а у дуурофагів найсильніша сила укусу застосовується в молярах. Дуурофаги схожі на травоїдних високим розташуванням виростка та переднім розташуванням хижацьких зубів з великим талонідом, що пов'язане з розширенням ділянки подрібнення і зменшенням ріжучих гребенів молярів, зміцненням задньої частини тіла нижньої щелепи (Prevosti et al., 2012).

Подібність до травоїдних мустелоїдних хижаків також виявляється у коротких мордах (Dumont et al., 2016), що збільшує механічні переваги під час обробки їжі. І травоїдні, і хижі види мають коротші морди, ніж всеїдні види.

Щелепи росомахи поєднують риси щелеп гіперхижаків і дуурофагів у пристосуванні до умертвіння та до обробки їжі, властивих хижим та дуурофагам. Росомаха може атакувати велику здобич таку, як північний олень, використовуючи техніку умертвіння, характерну для куниць, та трощити кістки загиблих великих тварин (наприклад, лося), поїдаючи навіть їхні роги (Абеленцев, 1968; Аристов, Барышников, 2001; див. також Hornocker, Nash, 1981; Van Dijk et al., 2008), чим заробила собі ім'я «гієна півночі» (Ewer, 1973). Вивчення мікропошкоджень нижніх молярів показало, що росомаха помірний споживач великих кісток (Van Valkenburgh et al., 1990). У зв'язку з цим росомаха має щелепи, подібні за формою до щелеп м'ясоїдів (*Mustela*) зі збільшеною ріжучою областю хижацьких зубів та міцною передньою частиною нижньощелепного тіла та схожі до дуурофагів переміщеними назад верхівкою вінцевого відростка та переднім краєм жувальної ямки та тим, як зміцнене нижньощелепне тіло під молярним комплексом. Тіло під жувальною ділянкою молярів зміцнене, отже, можна припускати подібність до дуурофагів у навантаженнях на нижню щелепу. Дійсно, росомаха може сильно навантажувати свої моляри, подрібнюючи кістки, що важко відрізнити від інших категорій споживання жорсткої їжі (Raia, 2004). Така схожість в навантаженнях та їхньому ефекті на щелепний апарат також спостерігається між споживачами бамбуку та тими, що розгризають кістки (Figueirido et al., 2013). При зміщеному назад передньому краю жувальної ямки зменшується нахил глибоких волокон жувального м'язу, роблячи їх більш вертикальними і збільшуючи їх вклад у силу змикання щелеп, що важливо для розгризання твердої їжі.

Калан, борсук і росомаха – віддалені родичі (Рис. 8. 5), отже, морфологічні особливості дуурофагів відносно незалежні від філогенетичної

спадщини. Проте, подібність ознак нижньої щелепи, необхідних для живлення твердою їжею, представляє конвергентні пристосування до duroфагії (Figueirido et al., 2013). В той же час, щелепи *E. lutris*, *M. meles* і *G. gulo* демонструють окремі трофічні адаптації до трьох типів duroфагії, коли перший використовує щелепи для роздроблення морських їжаків, другий – для жування жорсткої їжі, а третій – для трощення кісток. Споживання твердої/щільної їжі впливає на нижню щелепу неоднорідно (Meloro, O’Higgins, 2011). Відмінності спостерігаються головним чином в зубах та формі нижньощелепної гілки (див. Розділ 4, 8). До того ж, хижацькі зуби росомахи розташовані на зубній кістці вище, ніж у інших куницевих, в той час, як зчленівний відросток значно нижче зубного ряду (на відміну від інших duroфагів). Таким чином, росомаху можна віднести як до duroфагів, так і до хижих трофічних груп. Figueirido et al. (2011) відніс росомаху до гіперхижих одиночних мисливців. Проте, вищезазначені дані показують, що *G. gulo* також можна розглядати як гіперхижого розгризала кісток. Це підтверджується тим фактом, що *G. gulo*, який є дуже гіперхижим видом і сильно залежить від падла, за формою щелеп ближче до сучасних котячих та гієнових, ніж до інших куницевих (Figueirido et al., 2011).

L. lutra займає проміжну позицію між трьома групами – 1) *Mustela* з *Gulo*, 2) *Martes*, 3) *Enhydra* з *Meles*, що свідчить про інший набір пристосувань до рибоїдства. Нижня щелепа видри більш зміцнена, ніж щелепи всеїдних (*Martes*), а за пропорціями ріжучої/жувальної частин молярного комплексу і за укріпленням передньої/задньої частини тіла нижньої щелепи видра ближче до duroфагів, ніж до гіперхижих *Mustela*, що обумовлено збільшеними поверхнями для дробіння на зубах (Riley, 1985).

Попередні дослідження повідомили про сильну диференціацію форми нижньощелепного тіла між хижаками та не-хижаками і підтвердили високе адаптивне значення зменшення або збільшення молярної ріжучої-жувальної області (Meloro et al., 2011, Meloro, O’Higgins, 2011). В даній роботі

спостерігаємо схожі закономірності у куницевих. Зменшення довжини хижацьких зубів через зменшення ріжучої області, зменшення товщини щелепи під іклами відбувається від м'ясоїдів (*Mustela* і *Gulo*) через *Martes* і *Lutra* до дурофагів *E. lutris* і *M. meles* (Рис. 8. 3А). Таким чином, останні два види мають найкоротші нижні хижацькі зуби, а м'ясоїди – найдовші, що суперечить висновкам інших дослідників, що споживачі жорсткої їжі (включаючи розгризал кісток) мають довші нижні хижацькі зуби, ніж м'ясоїди (Raia, 2004). Хоча, росомаха, як розгризало кісток, має великі хижацькі зуби зі збільшеною ріжучою областю. Хижі та дурофаги мають вкорочені та зміцнені нижньощелепні тіла (Рис. 8. 3А, див. також Meloro et al., 2008; Figueirido et al., 2011, 2013; Prevosti et al., 2012). *Martes* мають найдовші та найтонші премолярні ділянки нижньощелепного тіла на відміну від інших (особливо від *Meles*).

8.4.4. Типи висхідної гілки у куницевих

Метод геометричної морфометрії дозволяє проаналізувати не лише довжину вінцевого відростка, а і його нахил та розташування і розмір кутового відростка. За формою можна виділити два крайніх типи висхідної гілки серед Mustelidae (Рис. 8. 3В): довга, вузька Е-типу та коротка, широка М-типу. Ці типи свідчать про дві стратегії розвитку нижньощелепної гілки. І всередині трофічних груп, і всередині родів куницеви мають обидва типи гілок (Рис. 8. 3В). Найменші куницеви, а саме горностай та ласка, мають найбільш калано-подібну нижньощелепну гілку, а лісовий тхір разом з видрою та харзою – найближчий до борсуко-подібної гілки. Калан, горностай і ласка мають найбільш зміщений вперед кутовий відросток, а борсук, видра, харза та лісовий тхір мають найбільш зміщений назад кутовий відросток. Помітно, що дурофаги та представники трофічної категорії 6 (*Mustela* і росомаха) мають найбільш нахилений назад вінцевий відросток, а всеїдні (*Martes*) та видра – нахилений вперед (Рис. 8. 1). Взаємозв'язок між нижньощелепною гілкою та розміром не простежується,

оскільки найбільші і найменші види можуть мати схожі гілки, а найбільші куницеві (калан і борсук) мають протилежні за формою типи гілок (див. Рис. 8. 1, PC1 та PC2, а також CV3, яка пов'язана зі змінами форми гілки і погано корелює з розміром, $R^2 = 0,045$, $p = 0,0001$).

Видра ближча до борсука за формою нижньощелепної гілки (коротка та широка), хоча відрізняється від дуорофагів нахилом гілки вперед (Рис. 8. 4). Норка (*M. lutreola*) також має нахилену вперед гілку, але в меншій мірі. Можливо, ця риса разом із заднім розташуванням жувальної ямки пов'язана зі споживанням риби видрою і певною мірою норкою.

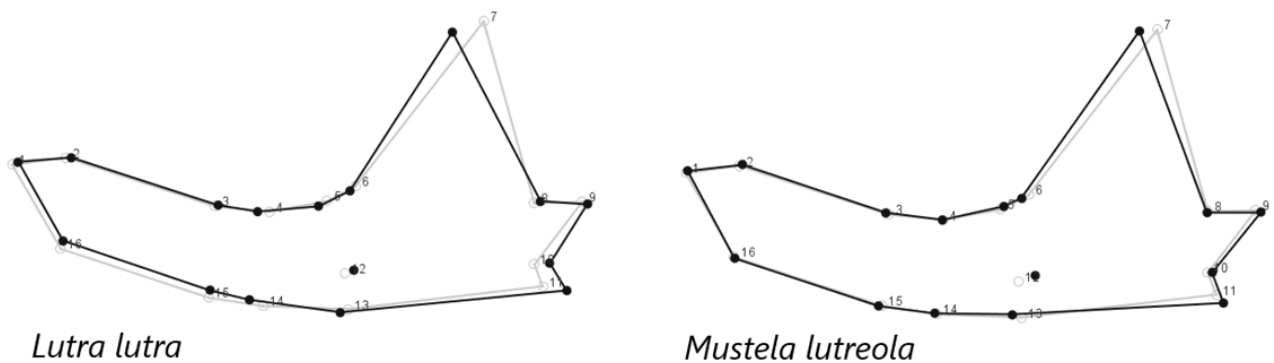


Рис. 8. 4. Форми нижніх щелеп *L. lutra* та *M. lutreola* (чорні контури) порівняно з усередненою конфігурацією (сірі контури).

Збільшення довжини вінцевого відростка збільшує довжину моменту сили скроневого м'яза (МАТ), а отже збільшує механічну перевагу м'яза – при однаковій масі м'яз з більшим МАТ продукує більше сили (Van Valkenburgh, Ruff, 1987). Збільшення відстані між зчленівним відростком та кутовим (МММ) – збільшує механічну перевагу жувального м'яза. Переміщення кутового відростка вперед збільшує довжину МММ, особливо при вищому розташуванні зчленівного відростка, як у калана. Але не завжди істотна механічна перевага –

довжина і нахил вінцевого відростка можуть впливати і на ступінь розтягнення м'язів.

8.4.5. Відповідність між еволюційною історією та трофічною спеціалізацією

У екологічній спеціалізації куницевих може спостерігатися як дивергенція, так і конвергенція, однак загалом схожість близьких родичів зберігається, і філогенетичний сигнал є досить чітким. У деяких випадках види всередині клади зберігають подібність трофічних спеціалізацій. Види родів *Martes* та *Mustela* – приклади такої закономірності (Рис. 8. 5). У деяких випадках тісно пов'язані види істотно відрізняються за своїми трофічними уподобаннями. Наприклад, видра та калан – обидва водні види, які мають різний харчовий спектр. З іншого боку, калан та борсук не є близькими родичами, але мають схожі пристосування в результаті конвергентної еволюції. Інший приклад конвергенції – екологічна подібність росомахи до *Mustela*, як гіперхижого виду, та до *E. lutris* і *M. meles* в їх пристосуванні до споживання твердої їжі, незважаючи на еволюційний зв'язок росомахи з *Martes*. Таким чином, ми можемо припустити, що деякі види Mustelidae зберігають предкову екологічну нішу протягом еволюції, тоді як інші можуть змінювати її досить радикально, що цілком характерно для ссавців.

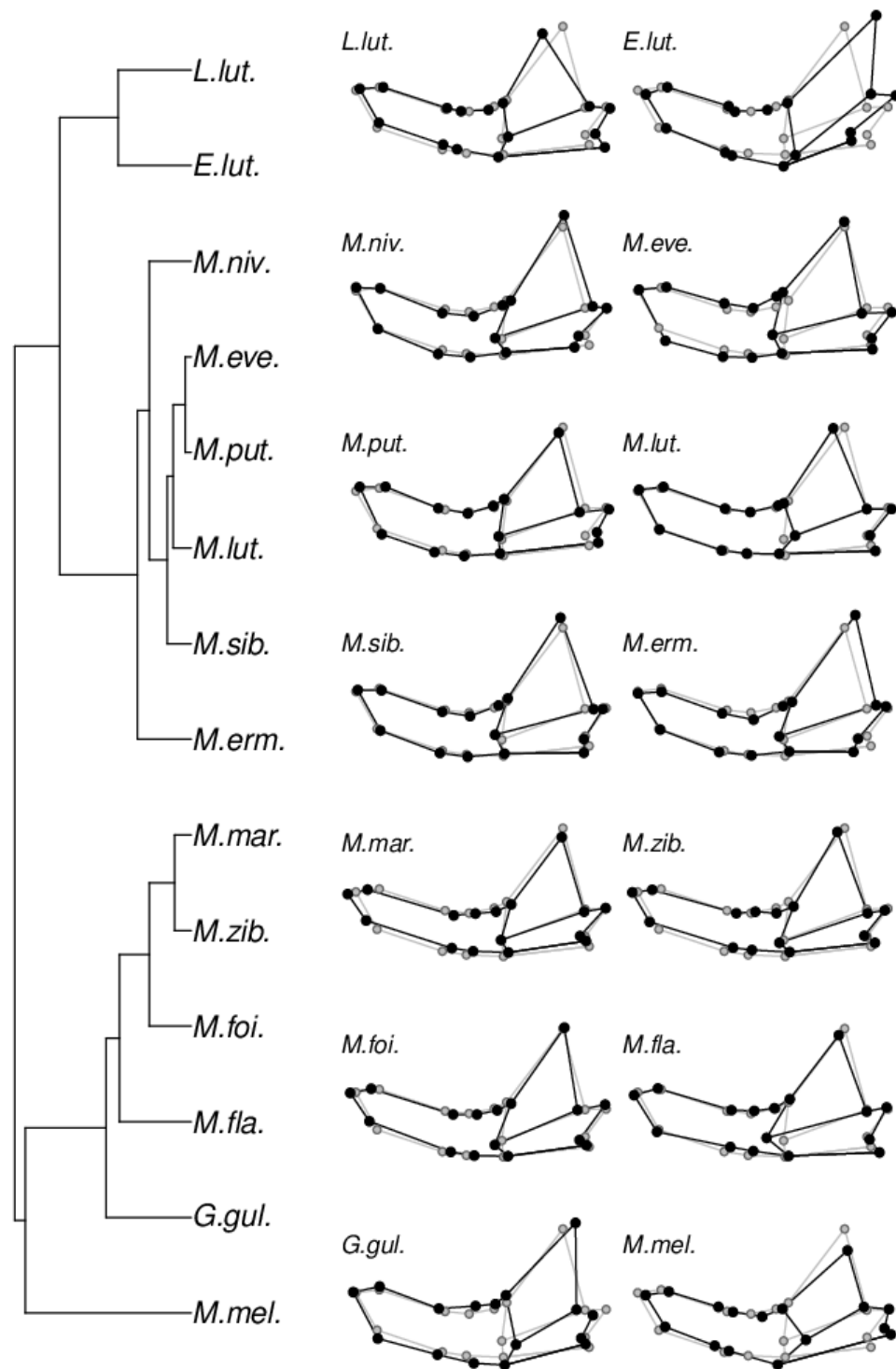


Рис. 8. 5. Філогенетичне дерево з середніми формами для видів. Для візуалізації використовуються необроблені прокрустові координати. Сірий контур – це загальна середня форма. Коефіцієнт збільшення для форм становить 1,5.

Куницеві – одна з найбільш численних та різноманітних груп хижих ссавців. Факт, що деякі види в межах однієї групи можуть змінювати напрямок екологічної спеціалізації, вказує, що група зберігає свою пластичність і не є вузькоспеціалізованою. Це відображає гнучкість нижньощелепного тіла і гілки та черепа під час еволюції, наприклад, у відповідь на функціональні аспекти морфології щелепного апарата. Для більш або менш спеціалізованих видів важко перевищити межі успішно зайнятої адаптивної зони (Шмальгаузен, 1983; Simpson, 1944; Dzeverin, Ghazali, 2010). Перехід від однієї адаптації до іншої в межах адаптивної зони (часто з наступною спеціалізацією) є найбільш вірогідною тенденцією еволюції таких видів (Шмальгаузен, 1983; Simpson, 1944; Dzeverin, Ghazali, 2010). Таким чином, тісно пов'язані види зазвичай мають схожі екологічні переваги. Такий перехід може супроводжуватися прогресивною спеціалізацією та звуженням адаптивної зони. Прогресивна спеціалізація дуже імовірна в еволюції тих ліній, де відбувається конкуренція за значно обмежені ресурси (Шмальгаузен, 1983; Марков, Наймарк, 1998), тоді за інших форм боротьби за існування прогресивна спеціалізація не очікується. Численні лінії і клади зберігають еволюційний потенціал і здатність займати різні екологічні ніші в адаптивній зоні, а іноді навіть за її межами (порівн. Dzeverin, Ghazali, 2010). На прикладі Mustelidae ми бачимо як схожість в трофічних адаптаціях серед близькоспоріднених видів, так і успішні адаптації до досить нових екологічних ніш.

Висновки Розділу 8

Мінливість форми нижньої щелепи досліджено за допомогою аналізу головних компонент (PCA). Перші дві головні компоненти, які пов'язані зі змінами форми гілки нижньої щелепи, довжиною премолярного ряду та зміщенням жувальної ямки, відокремлюють *M. meles*, *E. lutris* та *L. lutra* від інших куницевих. PC3 описує зміни довжини та висоти премолярного ряду, довжини m2 та розрізувальної області молярів та відокремлює м'ясоїдів (*Mustela*,

Gulo) від всеїдних (*Martes*), при чому, *M. flavigula*, яка є більш хижою серед *Martes*, розміщений ближче до м'ясоїдів. Міжвидові відмінності та відмінності між трофічними групами було оцінено методом аналізу канонічних змінних (CVA). Перші дві канонічні змінні чітко розділили види на 4 групи: 1) *Martes*, 2) *Mustela* + *Gulo*, 3) *Lutra*, 4) *Meles* + *Enhydra*. Хижі куницеви (*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 куницеви (*Martes*) мають найбільш довгу і тонку щелепу і середні хижацькі зуби. Видра є проміжною за всіма ознаками і відокремлена від інших груп. За формою нижньої щелепи *G. gulo* знаходиться серед *Mustela*, але має високе тіло під молярами, як у *Meles* та *Enhydra*. У палеарктичних куницевих спостерігаються два типи висхідної гілки – вузька і довга (як у калана) і широка і коротка (як у борсука). Обидва типи гілки присутні як у близькоспоріднених видів, так і у видів зі схожою трофічною спеціалізацією.

Твердість харчових об'єктів не враховується класифікацією Christiansen, Wroe (2007). У дисертації пропонується інша трофічна класифікація: дурофаги (види, які зазвичай харчуються твердою або жорсткою їжею), рибоїдні, всеїдні та хижі, яких можна розділити на м'ясоїдів, що спеціалізуються на середній здобичі або на великій здобичі.

Можна побачити конвергентну еволюцію, наприклад, серед *G. gulo* та *Mustela* як гіперхижих видів або серед *G. gulo* та *E. lutris* з *M. meles* в їх адаптації до споживання твердої їжі. У деяких випадках близькоспоріднені 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.

РОЗДІЛ 9. ІНТЕГРАЦІЯ ТА МОДУЛЬНІСТЬ НИЖНЬОЇ ЩЕЛЕПИ

9.1. Еволюційна алометрія

Багатовимірною регресією незалежних контрастів (одержаних шляхом накладання прокрустових координат на філогенетичне дерево) форми щелепи на незалежні контрасти лог-трансформованої довжини щелепи становить 9,02% дисперсії форми та статистично не є значущою ($p = 0,30$). Тому, в дослідженні модульності та інтеграції нижньої щелепи куницевих використовуються філогенетичні незалежні контрасти без корекції на розмір щелепи.

9.2. Модульність нижньої щелепи

R^2 коефіцієнти моделі поділу нижньої щелепи на два модулі (Рис. 2. 5А) як нескорегованих, так і одержаних після розмірної корекції даних, є найнижчими для всіх можливих варіантів поділу (Табл. 9. 1). R^2 коефіцієнти поділу на два модулі нижчі для даних після розмірної корекції, ніж для нескорегованих даних, що припускає, що модульність більш очевидна, коли ефекти аллометрії вилучаються з даних форми. R^2 коефіцієнти виявилися меншими для конфігурації, у якій жувальна ямка вважалася частиною нижньощелепного тіла. Тому, гіпотеза двох модулів (альвеолярна область та висхідна гілка) з жувальною ямкою, як частиною нижньощелепного тіла, найкраще пояснює загальну дисперсію форми щелепи куницевих.

Таблиця 9. 1

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. Розглянуто варіанти: 1) коли жувальна ямка частина нижньощелепного тіла (гіпотеза H_1) та 2) коли жувальна ямка частина нижньощелепної гілки (гіпотеза H_2). 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

Проте, в межах виду RV коефіцієнти двомодульної конфігурації великі, а для деяких видів жувальна ямка має тенденцію бути частиною нижньощелепної гілки (Табл. 9. 2). Парний критерій Стюдента не виявляє вірогідні відмінності у внутрішньовидових RV коефіцієнтах двох конфігурацій ($p = 0,57$).

Таблиця 9. 2

Внутрішньовидові RV коефіцієнти та їхні рівні значущості на основі перестановочного тесту для розділень нижньої щелепи на два модулі для даних форми після розмірної корекції. Розглянуто варіанти: 1) коли жувальна ямка частина нижньощелепного тіла (гіпотеза H_1) та 2) коли жувальна ямка частина нижньощелепної гілки (гіпотеза H_2). Рівні значущості з вірогідними RV коефіцієнтами виділені жирним шрифтом

Види	Гіпотеза H_1		Гіпотеза H_2	
	RV	p	RV	p
<i>E. lutris</i>	0,431	0,139	0,316	0,004
<i>G. gulo</i>	0,639	0,309	0,558	0,059
<i>M. meles</i>	0,594	0,630	0,481	0,051
<i>L. lutra</i>	0,491	0,190	0,545	0,295
<i>M. martes</i>	0,361	0,012	0,406	0,044
<i>M. foina</i>	0,454	0,209	0,425	0,053
<i>M. zibellina</i>	0,247	<0,001	0,322	0,016
<i>M. flavigula</i>	0,332	0,022	0,378	0,065
<i>M. eversmani</i>	0,432	0,102	0,409	0,028
<i>M. putorius</i>	0,462	0,095	0,436	0,012
<i>M. lutreola</i>	0,561	0,094	0,556	0,049
<i>M. sibirica</i>	0,556	0,087	0,551	0,040
<i>M. erminea</i>	0,403	0,020	0,460	0,099
<i>M. nivalis</i>	0,520	0,181	0,508	0,083

Також були розглянуті поділи нижньої щелепи куницевих на більше, ніж дві частини (Рис. 2. 5В). Виявилось, що множинний коефіцієнт RV для поділу щелепи на три частини, а саме передню область, молярний комплекс та висхідну гілку, найнижчий серед всіх поділів конфігурації (на більше, ніж дві частини).

На відміну від поділу на два модулі, розмірна корекція збільшує інтеграцію між трьома модулями. Множинні коефіцієнти RV для трьох модулів більші, ніж для двох модулів (Табл. 9. 1). Включення жувальної ямки до нижньощелепного тіла також поділ з найменшою коваріацією. Множинні коефіцієнти RV даних форми після розмірної корекції збільшуються порівняно з необробленими даними через більшу інтеграцію всередині альвеолярної області (між передньою частиною і молярним комплексом), залишаючись низькою між висхідною гілкою та іншими частинами нижньої щелепи. Наприклад, коли розглядається H_1 (схожа закономірність спостерігається і для H_2), RV між передньої та молярною частинами збільшується з 0,381 до 0,492, але RV між молярною областю і гілкою зменшується з 0,240 до 0,212 після алометричної корекції. Таким чином, для подальшого дослідження використовується розмірно скоригована двомодульна конфігурація з жувальною ямкою, що належить до тіла нижньої щелепи (конфігурація з найменшим RV).

9.3. Інтеграція тіла і гілки нижньої щелепи

Було зроблено PLS-аналіз єдиної конфігурації для набору даних з урахуванням розміру та розглянуто розділення на два модулі з жувальною ямкою, яку віднесено до нижньощелепного тіла. Перші осі PLS (PLS1) враховують 49,3% загальної квадратної коваріації між нижньощелепним тілом та гілкою; сингулярне значення = 0,00047, $p < 0,001$ (гіпотеза про відсутність коваріації відхилена). В нижній щелепі куницевих найбільше інтеграції між нахилом гілки та довжиною нижньощелепного тіла, розміщені жувальної ямки: найбільші оцінки PLS1 пов'язані з високим вінцевим відростком, коротким кутовим відростком (прямою гілкою) та витягнутим нижньощелепним тілом з жувальною ямкою зміщеною вперед (Рис. 9. 1В, С). Кореляція між нижньощелепним тілом і гілкою висока ($r = 0,58$) і не відхиляється від кореляції, очікуваній для випадкового двомодульного поділу міток ($p = 0,37$).

E. lutris відхиляється від загального тренду (Рис. 9. 1А).

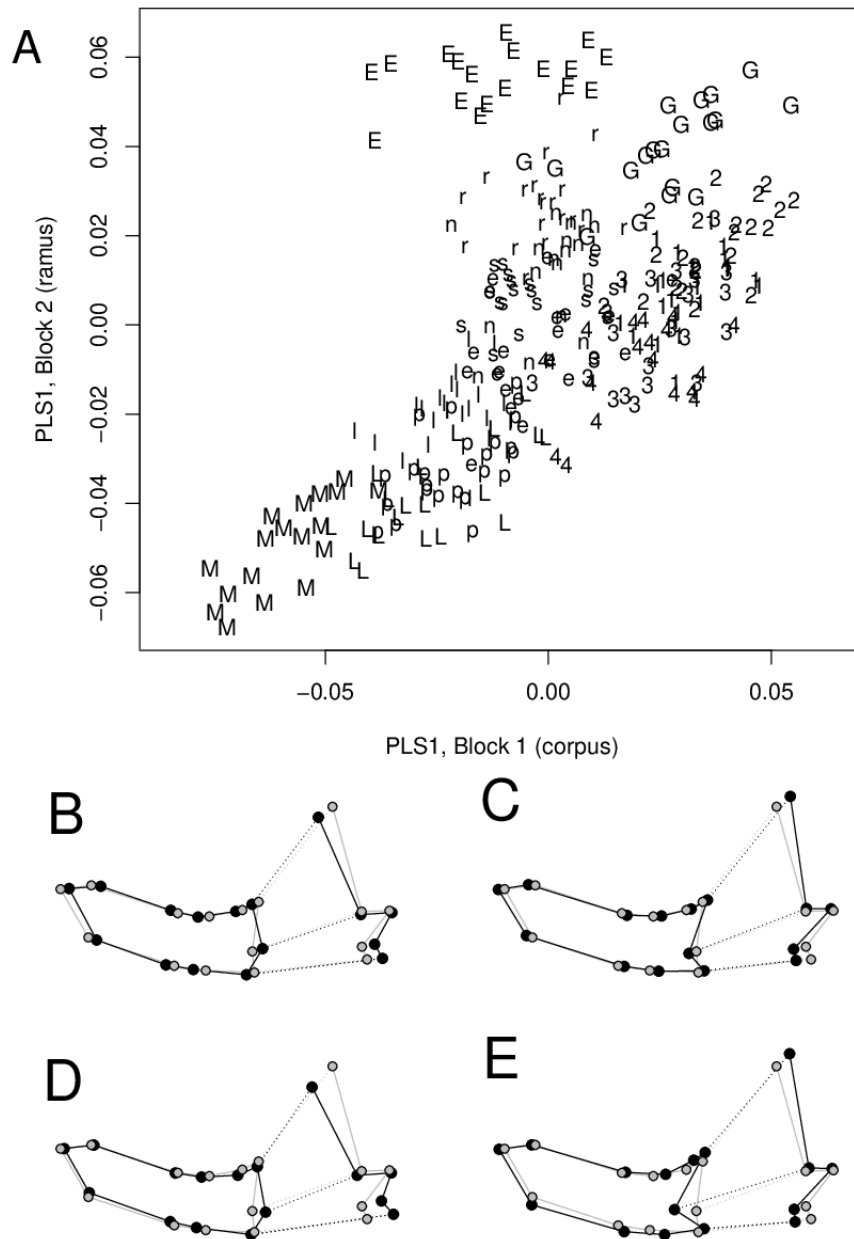


Рис. 9. 1. Розподіл екземплярів куницевих на графіку розкиду PLS1 (А): мінливість в тілі нижньої щелепи (Block 1) представлена на осі x, мінливість в гілці нижньої щелепи (Block 2) – на осі y. Зміни форми щелепи, пов’язані з стандартною (В та С) та еволюційною (D та E) моделями PLS1, показані чорним контуром для екстремальних значень оцінок PLS1. Еталонна форма показана сірим контуром. Коефіцієнт збільшення масштабу становить 1,5. Аббревіатури видів такі, як на Рис. 4. 1.

9.4. Еволюційна інтеграція

Використання філогенетичних незалежних контрастів на середніх формах видів збільшує коефіцієнт RV в двомодульній, H_1 гіпотезі ($RV = 0,382$, $p = 0,006$; Табл. 9. 1). Еволюційна модель PLS1 помітно відрізняється від стандартного розмірно скоригованого PLS1 (кут $40,7^\circ$, $p < 0,00001$). Найбільша інтеграція спостерігається між нахилом гілки і висотою нижньощелепного тіла. Для максимальних оцінок PLS1: вінцевий відросток стає вищим і направленим назад, кутовий відросток зміщується вперед, а ці зміни форми гілки пов'язані з потовщенням нижньощелепного тіла та зменшенням $m2$ (Рис. 9. 1D, E).

9.5. Обговорення

9.5.1. Кількість модулів в нижній щелепі куницевих

Для оцінки гіпотез модульності була проаналізована коваріація двох частин нижньої щелепи куницевих – альвеолярної області (нижньощелепного тіла) та висхідної гілки. Найнижчий ступінь кореляції знайдений між цими частинами. Існує функціональне розділення на ці дві частини. Різні сили під час умертвіння здобичі та обробки їжі безпосередньо впливають на тіло нижньої щелепи, а висхідна гілка – це місце прикріплення м'язів, необхідних для ефективного жування (Weijs, 1994) та з'єднання з черепом. Також, таке розділення щелепи можна пояснити як результат процесів розвитку: оскільки клітини, що формують нижню щелепу, в той час, як універсально беруть початок від нервового гребеня, походять від кількох різних ущільнень клітин-попередників (Ehrlich et al., 2003). Відмінності в формі нижньощелепного тіла зустрічаються на рівні родин у крупних хижих звірів, що припускає ранню морфологічну диференціацію (Meloro et al., 2008).

Результати дослідження форми щелеп представників різних трофічних груп палеарктичних куницевих підтверджують те, що тіло і гілка нижньої

щелепи – окремі модулі у досліджених видів. Гіпотеза модульності збігається з результатами PCA, який також вказує на помітну модульність нижньої щелепи. У PCA нижня щелепа куницевих не виглядає як цілісна структура – зміни форми пов'язані з окремими (розрізненими) частинами нижньої щелепи. Особливості варіації форми, характерні для цих частин, складають значну частку від загальної варіації і відображені головними компонентами. При однаковій формі гілки у різних куницевих форма тіла нижньої щелепи відрізняється. А співвідношення частин молярного комплексу пов'язане із довжиною премолярної області. Зміни форми пов'язані з осями PC і PLS дуже схожі. Звідси випливає, що особливості коваріації між тілом нижньої щелепи та гілкою є одними з домінуючих ознак варіації форми (Klingenberg, Marugán-Lobón, 2013). Зміни форми, відображені першими PC, пов'язані головним чином з довжиною та висотою премолярної області, співвідношенням довжини різних частин молярів та положенням відростків гілки. Це може бути результатом різного застосування цих частин нижньої щелепи під час захоплення та обробки здобичі. Це передбачає можливість поділу щелепи більш ніж на два модулі. Результати аналізів показали, що розділ щелепи на передню область, молярний комплекс та висхідну гілку має найменшу коваріацію між всіма можливими розділами на 3 частини. Але все ж, коваріація між передньою частиною і молярним комплексом є високою.

Водночас, внутрішньовидова коваріація між нижньощелепним тілом і гілкою велика. Нижня щелепа високо інтегрована на внутрішньовидовому рівні, а чітка модульність в щелепах куницевих спостерігається на міжвидовому рівні. Це підтверджує, що модульність є питанням відносних ступенів (Klingenberg et al., 2004).

9.5.2. До якого з модулів належить жувальна ямка?

Нижньощелепна гілка (висхідна гілка) включає вінцевий та кутовий відростки для прикріплення жувальних м'язів та зчленівний відросток для з'єднання з черепом. З огляду на важливість жувальної ямки для прикріплення жувального м'яза (Ewer, 1973), можна очікувати, що вона є частиною гілки. Результати показують, що віднесення переднього краю жувальної ямки до тіла нижньої щелепи зменшує коваріацію між частинами нижньої щелепи, збільшуючи модульність в щелепі куницевих. Виглядає, що жувальна ямка є частиною тіла щелепи або, якщо конкретніше, молярної області тіла. Це може бути пов'язано з можливою інтеграцією сил з'єднання щелеп з цими зубами (Zelditch et al., 2008). Однак, в межах виду жувальна ямка має тенденцію бути частиною нижньощелепної гілки. Питання, до якої частини (модуля) щелепи мишей включити місце прикріплення жувального м'яза, вивчалось декількома авторами (Monteiro et al., 2005; Márquez, 2008; Zelditch et al., 2008). Результати були неоднозначними. У більшості видів гризунів існує статистичний зв'язок між альвеолами різців та частиною прикріплення жувального м'яза, яка охоплює задню частину альвеол різців (Márquez, 2008). Проте, можлива реорганізація інтегрованих груп щелепи залежно від функціональних вимог під час еволюційних змін форми (Monteiro et al., 2005). Можливо, висхідна гілка також розділена на декілька модулів, оскільки кожне місце прикріплення м'язів може бути інтегрованою одиницею, як і частини щелепи, які під час розвитку залежать від певних зубів (Zelditch et al., 2008).

9.5.3. Вплив алометрії на модульний поділ нижньої щелепи

Алометрія є головним компонентом морфологічних досліджень інтеграції (Porto et al., 2013). Усунення впливу алометрії за допомогою залишків регресії форми на розмір впливає на величину загальної дисперсії форми нижньої щелепи і особливості інтеграції між тілом та гілкою нижньої щелепи та

на силу коваріації. Алометрична корекція має різний вплив на розділення щелепи на два та три модулі. Видалення ефектів розміру зменшує R^2 коефіцієнти між альвеолярною областю та висхідною гілкою. Використання залишків регресії робить призначення жувальної ямки до нижньощелепної гілки (гіпотеза H_2) випадком розділення з найменшою коваріацією, так само, як призначення жувальної ямки до нижньощелепного тіла (гіпотеза H_1) (Табл. 9. 1). І навпаки, розмірна корекція збільшує множинні коефіцієнти R^2 для розділення щелепи на три модулі.

Модульність більш виражена, якщо усунути вплив алометрії, у випадку поділу щелепи на альвеолярну область та висхідну гілку. Однак, поділ на передню частину, молярний комплекс та висхідну гілку більше залежить від впливу розміру, оскільки коваріація між цими частинами щелепи сильніша при видаленні ефектів розміру. Алометрия сприяє загальній інтеграції, але не враховує всю інтеграцію в нижній щелепі куницевих.

9.5.4. Інтеграція та раціон

Більшість інтеграції в нижній щелепі куницевих спостерігається між нахилом гілки, довжиною тіла нижньої щелепи та розміщенням жувальної ямки. Слід зазначити, що калан (*E. lutris*) далекий від загального тренду в PLS1. Певно, це пов'язано з впливом на щелепний апарат специфічного раціону. Живлення твердими об'єктами, очевидно, призводить до деяких відмінностей від закономірностей інтеграції інших куницевих. Хижі *Mustela* та більш всеїдні *Martes* розташовані в окремих групах (Рис. 9. 1). До того ж, види *Mustela* відрізняються один від одного більше вздовж осі з мінливістю в гілці нижньої щелепи. Будучи гіперхижаками, *G. gulo* та *M. erminea* разом з *M. nivalis* найближчі до *E. lutris* в закономірностях інтеграції нижньої щелепи.

9.5.5. Еволюційна інтеграція

Гіпотеза модульності в нижній щелепі куницевих зберігається і в аналізі еволюційної дивергенції форми. Однак, RV коефіцієнти в цьому аналізі найвищі серед інших наборів даних, а у випадку, коли жувальна ямка розглядається, як частина нижньощелепної гілки, вони не вірогідні (Табл. 9. 1). Філогенетична корекція зменшує модульність в нижніх щелепах куницевих. Аналіз показав, що існує певна ступінь інтеграції еволюційних змін всієї нижньої щелепи куницевих, а еволюційна траєкторія відрізняється від скоригованих за розміром даних. Більшість еволюційної інтеграції спостерігається між нахиленою назад гілкою та високим тілом нижньої щелепи зі зменшеним $m2$. Модульність нижньої щелепи куницевих більш виражена, коли філогенія не приймається до уваги. Це підтвердження того, коли філогенія береться до уваги, це сприяє загальному рівню інтеграції. Багатовимірні регресії вказує на те, що існує низька, статистично недостовірна еволюційна алометрия. Отже, незважаючи на вклад в інтеграцію всієї щелепи, алометрия не є головним визначальним фактором еволюційної інтеграції в нижній щелепі куницевих.

Висновки Розділу 9

Для дослідження модульності нижньої щелепи 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 дві додаткові гіпотези: до нижньощелепного тіла чи до нижньощелепної гілки відноситься передній край жувальної ямки. Гіпотеза двох модулів (поділ на нижньощелепне тіло та гілку) з жувальною ямкою, як частиною нижньощелепного тіла, найкраще пояснює загальну дисперсію форми нижньої 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. У

випадку трьох модулів корекція розміру збільшує інтеграцію між трьома модулями. Включення жувальної ямки в нижньощелепне тіло також є розподілом з мінімальною коваріацією.

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. В нижній щелепі куницевих найбільше інтеграції між нахилом гілки та довжиною нижньощелепного тіла, розміщенням жувальної ямки (найбільші оцінки PLS1).

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.

ПЕРЕЛІК ВИКОРИСТАНИХ ДЖЕРЕЛ

1. Абеленцев В. І. Фауна України. Том1. Ссавці. В. 3. Куницеві. – К.: Наукова думка, 1968. – 280 с.
2. Александер Р. Биомеханика. — Москва: Мир, 1970. — 339 с.
3. Аристов А. А., Барышников Г. Ф. Млекопитающие фауны России и сопредельных территорий. Хищные и ластоногие. – СПб., 2001. – 560 с.
4. Кинасошвили Р. С. Сопротивление материалов. Краткий учебник. – Москва: Наука, 1968. – 384 с.
5. Корнєєв О. П. Дрібні хижакі – друзі сільського господарства. – К.: Вид-во КДУ, 1954.
6. Марков А. В., Наймарк Е. Б. Количественные закономерности макроэволюции. Опыт применения системного подхода к анализу развития надвидовых таксонов. – М.: ГЕОС, 1998. – 318 с.
7. Никольский В. С. Общие принципы биомеханики челюстного аппарата млекопитающих // Зоолог. журн. – 1997. – Т. 76. – В. 1. – С. 94–103.
8. Новиков Г. А. Хищные млекопитающие фауны СССР. – Москва, Ленинград: Изд-во Академии наук СССР, 1956. – 294 с.
9. Окушко В. Р. Основы физиологии зуба: Учебник для врачей-стоматологов и студентов медицинских университетов. – Тирасполь: Изд-во Приднестр. ун-та, 2005. – 240 с.
10. Терновский Д. В. Биология куницеобразных (Mustelidae). – Новосибирск: Наука, 1977. – 280 с.
11. Феодосьев В. И. Сопротивление материалов. – Москва: Наука, 1970. – 544с.
12. Шмальгаузен И. И. Пути и закономерности эволюционного процесса: Избранные труды. – М.: Наука, 1983. – 360 с.
13. Хиен Н. Н. Биолого-морфологический анализ особенностей черепа хищных млекопитающих (Carnivora) из семейства куныи (Mustelidae): Автореферат диссертации на соискание ученой степени кандидата

биологических наук. Москва: Московский государственный университет имени М. В. Ломоносова. 1964. 2 + 22 + 2 с.

14. Adams D.C., Otárola-Castillo E. Geomorph: an R package for the collection and analysis of geometric morphometric shape data // *Methods in Ecology and Evolution*. 2013. Vol. 4. P. 393–399.

15. Adams D. C., Collyer M. L., Kaliontzopoulou A. Geomorph: Software for geometric morphometric analyses. – R package version 3.2.1. – 2020. <https://cran.r-project.org/package=geomorph>.

16. Alexander R. M. Factors of safety in the structure of animals // *Sci. Prog.* 1981. Vol. 67. P. 109-130.

17. Biknevičius A. R., Ruff B. C. The structure of the mandibular corpus and its relationship to feeding behaviours in extant carnivorans // *J. Zool.* 1992. Vol. 228. P. 479–507.

18. Biknevičius A. R., Van Valkenburgh B. Design for killing: craniodental adaptations of mammalian predators // *Carnivore behavior, ecology, and evolution*, Vol. 2 / Gittleman J.L. (Ed). – New York: Cornell University Press, 1996. – P. 393–428.

19. Biknevičius A. R., Leigh S. R. Patterns of growth of the mandibular corpus spotted hyenas (*Crocuta crocuta*) and cougars (*Puma concolor*) // *Zool. J. Linn. Soc.* 1997. Vol. 120. P. 139-161.

20. Bookstein F. L. Morphometric tools for landmark data: Geometry and Biology. – New York: Cambridge Univ. Press, 1991.

21. Bourke J., Wroe S. W., Moreno K., McHenry C. R. Effects of gape and tooth position on bite force and skull stress in the Dingo (*Canis lupus dingo*) using a 3-Dimensional Finite Element Approach // *PloS ONE*. 2008. Vol. 3. № 5. e2200.

22. Bryant H. N., Russel A. P. Carnassial functioning in nimvarid and felid sabertooths: theoretical basis and robustness of inferences / *Functional Morphology in Vertebrate Paleontology*. – Cambridge University Press, 1995. – P.116-135.

23. Catalano S. A., Ercoli M. D., Prevosti F. J. The more, the better: the use of multiple landmark configurations to solve the phylogenetic relationships in Musteloids // *Syst. Biol.* 2014. Vol. 64. № 2. P. 294-306.
24. Christiansen P. Canine morphology in the larger Felidae: implications for feeding ecology // *Biological Journal of the Linnean Society.* 2007a. Vol. 91. P. 573–592.
25. Christiansen P. Comparative bite forces and canine bending strength in feline and sabretooth felids: implications for predatory ecology // *Zoological Journal of the Linnean Society.* 2007b. Vol. 151. P. 423–437.
26. Christiansen P., Adolfssen J. S. Bite forces, canine strength and skull allometry in carnivores (Mammalia, Carnivora) // *J. Zool., Lond.* 2005. Vol. 266. P. 133–151.
27. Christiansen P., Wroe S. Bite forces and evolutionary adaptations to feeding ecology in Carnivores // *Ecology.* 2007. Vol. 88. № 2. P. 347-358.
28. Covey D. S. G., Greaves W. S. Jaw dimensions and torsion resistance during canine biting in the Carnivora // *Can. J. Zool.* 1994. Vol. 72. P. 1055-1060.
29. Craig R. G., Peyton F. A., Johnson D. W. Compressive properties of enamel, dental cements, and gold // *J. D. Res.* 1961. Vol. 40. №5. P. 936-945.
30. Daegling D. J., Hylander W. L. Occlusal forces and mandibular bone strain: Is the primate jaw “overdesigned”? // *Journal of Human Evolution.* 1997. Vol. 33. P. 705–717.
31. Dayan T., Simberloff D., Tchernov E., Yom-Tov Y. Inter- and intraspecific character displacement in mustelids // *Ecology.* 1989. Vol. 70. P. 1526–1539.
32. Dayan T., Simberloff D., Tchernov E., Yom-Tov Y. Canine carnassials: character displacement in the wolves, jackals and foxes of Israel // *Biol. J. Linn. Soc.* 1992. Vol. 45. P. 315-331.

33. Dayan T., Wool D., Simberloff D. Variation and covariation of skulls and teeth: modern carnivores and the interpretation of fossil mammals // *Paleobiology*. 2002. Vol. 28. № 4. P. 508–526.
34. Dryden I. L., Mardia K. V. *Statistical shape analysis*. – Chichester: Wiley, 1998.
35. Dumont M., Wall C. E., Botton-Divet L., Goswami A., Peigné S., Fabre A.-C. Do functional demands associated with locomotor habitat, diet, and activity pattern drive skull shape evolution in musteloid carnivorans? // *Biol. J. Linn. Soc.* 2016. Vol. 117. № 4. P. 858–878.
36. Dzeverin I. I., Ghazali M. A. Evolutionary mechanisms affecting the multivariate divergence in some *Myotis species* (Chiroptera, Vespertilionidae) // *Evol. Biol.* 2010. Vol. 37. №2-3. P. 100–112.
37. Echarri S., Ercoli M.D., Chemisquy M.A., Turazzini G., Prevosti F.J. Mandible morphology and diet of the South American extinct metatherian predators (Mammalia, Metatheria, Sparassodonta). – *Earth and Environmental Science Transactions of the Royal Society of Edinburgh*, 2017. – P. 1–12.
38. Ehrlich T.H., Vaughn T.T., Koreishi S.F., Linsey R.B., Pletscher L.S., Cheverud J.M. Pleiotropic effects on mandibular morphology I. Developmental morphological integration and differential dominance // *Journal of Experimental Zoology*. 2003. Vol. 296B. P. 58–79.
39. Evans A. R. Connecting morphology, function and tooth wear in microchiropterans // *Biol. J. Linn. Soc.* 2005. Vol. 85. P. 81–96.
40. Evans A. R., Sanson G. D. The tooth of perfection: functional and spatial constraints on mammalian tooth shape // *Biol. J. Linn. Soc.* 2003. Vol. 78. P. 173–191.
41. Ewer R.F. *The Carnivores*. – New York: Cornell University Press, 1973.
42. Figueirido B., Serrano-Alarcón F. J., Slater G. J., Palmqvist P. Shape at the cross-roads: homoplasy and history in the evolution of the carnivoran skull towards herbivory // *J. Evol. Biol.* 2010. Vol. 23. № 12. P. 2579-2594.

43. Figueirido B., MacLeod N., Krieger J., De Renzi M., Perez-Claros J. A., Palmqvist P. Constraint and adaptation in the evolution of carnivoran skull shape // *Paleobiology*. 2011. Vol. 37. № 3. P. 490–518.
44. Figueirido B., Tseng Z. J., Martin-Serra A. Skull shape evolution in durophagous carnivorans // *Evolution*. 2013. Vol. 67. №7. P. 1975–1993.
45. Fisher E. M. Notes on the teeth of the sea otter // *Journal of Mammalogy*. 1941. Vol. 22. № 4. P. 428-433.
46. Flynn J. J. Early Cenozoic Carnivora. (“Miacoida”) / *Evolution of Tertiary Mammals of North America* / Janis C. M., Scott K. M., Jacobs L. L., editors. – Cambridge: Cambridge University Press, 1998. – P. 110–23.
47. Freeman P. W., Lemen C. A. The trade-off between tooth strength and tooth penetration: Predicting optimal shape of canine teeth // *J. Zool.* 2007. Vol. 273. P. 273–280.
48. Goillot C., Blondel C., Peigné S. Relationships between dental microwear and diet in Carnivora (Mammalia) – Implications for the reconstruction of the diet of extinct taxa // *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*. 2009. Vol. 271. № 1. P. 13-23.
49. Goswami A., Milne N., Wroe S. Biting through constraints: cranial morphology, disparity and convergence across living and fossil carnivorous mammals // *Proc. R. Soc. B*. 2011. Vol. 278. P. 1831–1839.
50. Goszczyński J., Jedrzejewska B., Jedrzejewski W. Diet composition of badgers (*Meles meles*) in a pristine forest and rural habitats of Poland compared to other European populations // *J. Zool.* 2000. Vol. 250. № 4. P. 495-505.
51. Greaves W. S. A functional analysis of carnassial biting // *Biol. J. Linn. Soc.* 1983. Vol. 20. P. 353–363.
52. Greaves W. S. The generalized carnivore jaw // *Zool. J. Linn. Soc.* 1985. Vol. 85. P. 267–274.
53. Greaves W. S. The orientation of the force of the jaw muscles and the length of the mandible in mammals // *Zool. J. Linn. Soc.* 1991. Vol. 102. P. 367-374.

54. Hammer O., Harper D.A.T., Ryan P.D. PAST: Paleontological statistics software package for education and data analysis // *Palaeontologia Electronica*. 2001. Vol. 4. № 1. P. 1-9.
55. Herring S. W., Rafferty K. L., Liu Z. J., Marshall C. D. Jaw muscles and the skull in mammals: the biomechanics of mastication // *Comparative Biochemistry and Physiology Part A*. 2001. Vol. 131. P. 207-219.
56. Hornocker M.G., Hash H.S. Ecology of the wolverine in northwestern Montana // *Can. J. Zool.* 1981. Vol. 59. № 7. P. 1286-1301.
57. Huiskes R. If bone is the answer, then what is the question? // *J. Anat.* 2000. Vol. 197. P. 145–156.
58. Hylander W. L. Mandibular function and biomechanical stress and scaling // *Am. Zool.* 1985. Vol. 25. P. 315-330.
59. Jenkins I., Thomason J. J., Norman D. B. Primates and engineering principles: applications to craniodental mechanisms in ancient terrestrial predators // *Concepts of Functional, Engineering and Constructional Morphology*. 2002. Vol. 82. № 1. P. 223-240.
60. Jolicoeur P. The multivariate generalization of the allometry equation // *Biometrics*. 1963. Vol. 19. P. 497-499.
61. Klingenberg C. P. Morphometric integration and modularity in configurations of landmarks: tools for evaluating a priori hypotheses // *Evolution & Development*. 2009. Vol. 11. № 4. P. 405-421.
62. Klingenberg C. P. MorphoJ: an integrated software package for geometric morphometrics // *Mol. Ecol. Resour.* 2011. Vol. 11. P. 353–357.
63. Klingenberg C. P., Leamy L. J., Cheverud J. M. Integration and modularity of quantitative trait locus effects on geometric shape in the mouse mandible // *Genetics*. 2004. Vol. 166. P. 1909–1921.
64. Klingenberg C. P., Gidaszewski N. A. Testing and quantifying phylogenetic signals and homoplasy in morphometric data // *Syst. Biol.* 2010. Vol. 59. P. 245–261.

65. Klingenberg C. P., Marugán-Lobón J. Evolutionary covariation in geometric morphometric data: analyzing integration, modularity, and allometry in a phylogenetic context // *Systematic Biology*. 2013. Vol. 62. № 4. P. 591–610.
66. Koepfli K.-P., Deere K.A., Slater G.J., Begg C., Begg K., Grassman L., Lucherini M., Veron G., Wayne R.K. Multigene phylogeny of the Mustelidae: resolving relationships, tempo and biogeographic history of a mammalian adaptive radiation // *BMC Biol*. 2008. Vol. 6. P. 10.
67. Kruuk H. *The spotted hyaena*. – Chicago: University of Chicago Press, 1972.
68. Kruuk H., Parish T. Feeding specialization of the European badger *Meles meles* in Scotland // *The Journal of Animal Ecology*. 1981. Vol. 50. P. 773-788.
69. Lieberman D. E., Polk J. D., Demes B. Predicting long bone loading from cross-sectional geometry // *American journal of physical anthropology*. 2004a. Vol. 123. P. 156–171.
70. Lieberman D. E., Krovitz G. E., Yates F. W., Devlin M., Claire M. St. Effects of food processing on masticatory strain and craniofacial growth in a retrognathic face // *Journal of Human Evolution*. 2004b. Vol. 46. P. 655–677.
71. Loy A., Spinosi O., Carlini R. Cranial morphology of *Martes foina* and *M. martes* (Mammalia, Carnivora, Mustelidae): The role of size and shape in sexual shape in sexual dimorphism and interspecific differentiation // *Ital. J. Zool*. 2004. Vol. 71. P. 27-35.
72. Márquez E.J. A statistical framework for testing modularity in multidimensional data // *Evolution*. 2008. Vol. 62. P. 2688–2708.
73. Meachen-Samuels J., Valkenburgh B. Craniodental indicators of prey size preference in the Felidae // *Biol. J. Linn. Soc*. 2009. Vol. 96. P. 784–799.
74. Meloro C. Feeding habits of Plio-Pleistocene large carnivores as revealed by the mandibular geometry // *J. Vertebr. Paleontol*. 2011. Vol. 31. № 2. P. 428–446.

75. Meloro C. Mandibular shape correlates of tooth fracture in extant Carnivora: implications to inferring feeding behaviour of Pleistocene predators // *Biol. J. Linn. Soc.* 2012. Vol. 106. P. 70–80.
76. Meloro C., Raia P., Piras P., Barbera C., O’Higgins P. The shape of the mandibular corpus in large fissiped carnivores: allometry, function and phylogeny // *Zool. J. Linn. Soc.* 2008. Vol. 154. P. 832–845.
77. Meloro C, O’Higgins P. Ecological Adaptations of Mandibular Form in Fissiped Carnivora // *J. Mammal. Evol.* 2011. Vol. 18. P. 185–200.
78. Meloro C., Raia P., Carotenuto F., Cobb S. N. Phylogenetic signal, function and integration in the subunits of the carnivoran mandible // *Evol. Biol.* 2011. Vol. 38. P. 465–475.
79. Mezey J. G., Cheverud J. M., Wagner G. P. Is the genotype–phenotype map modular? A statistical approach using mouse quantitative trait loci data // *Genetics.* 2000. Vol. 156. P. 305–311.
80. Monteiro L. R., Bonato V., dos Reis S. F. Evolutionary integration and morphological diversification in complex morphological structures: mandible shape divergence in spiny rats (Rodentia, Echimyidae) // *Evolution & Development.* 2005. Vol. 7. P. 429–439.
81. Natali A. N. (ed). *Dental Biomechanics.* – London and New York: Taylor & Francis, 2003. – 264 p.
82. Navarro N., Maga A.M. Does 3D phenotyping yield substantial insights in the genetics of the mouse mandible shape? // *G3.* 2016. Vol. 10. P. 1-12.
83. Oksanen J., Blanchet F. G., Friendly M., Kindt R., Legendre P., McGlinn D., Minchin P. R., O’Hara R. B., Simpson G. L., Solymos P., Stevens M. H. H., Szoecs E., Wagner H. *vegan: Community Ecology Package.* – R package version 2.4-5. – 2017.
84. Pearson O. M., Lieberman D. E. The aging of Wolff’s “law”: ontogeny and responses to mechanical loading in cortical bone // *Yearbook of physical anthropology.* 2004. Vol. 47. P. 63–99.

85. Popowics T. E. Postcanine dental form in the Mustelidae and Viverridae (Carnivora: Mammalia) // *Journal of morphology*. 2003. Vol. 256. P. 322–341.
86. Porto A., Shirai L. T., de Oliveira F. B., Marroig G. Size variation, growth strategies, and the evolution of modularity in the mammalian skull // *Evolution*. 2013. Vol. 67. № 11. P. 3305– 3322.
87. Preuschoft H., Witzel U. Functional shape of the skull in vertebrates: Which forces determine skull morphology in lower Primates and ancestral synapsids? // *The Anatomical Record Part A*. 2005. Vol. 283A. P. 402– 413.
88. Prevosti F. J., Turazzini G. F., Ercoli M. D., Hingst-Zaher E. Mandible shape in marsupial and placental carnivorous mammals: a morphological comparative study using geometric morphometrics // *Zool. J. Linn. Soc.* 2012. Vol. 164. P. 836–855.
89. R Core Team. R: A language and environment for statistical computing. – R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. - 2018. URL <https://www.R-project.org/>.
90. Radinsky L. B. Evolution of skull shape in carnivores. 1. Representative modern carnivores // *Biol. J. Linn. Soc.* 1981a. Vol. 15. P. 369-388.
91. Radinsky L. B. Evolution of skull shape in carnivores. 2. Additional modern carnivores // *Biol. J. Linn. Soc.* 1981b. Vol. 16. P. 337-355.
92. Raia P. Morphological correlates of tough food consumption in large land carnivores // *Ital. J. Zool.* 2004. Vol. 71. P. 45-50.
93. Riley M. A. An analysis of masticatory form and function in three mustelids (*Martes americana*, *Lutra canadensis*, *Enhydra lutris*) // *J. Mamm.* 1985. Vol. 66. № 3. P. 519-528.
94. Roberts D., Tattersall I. Skull form and the mechanics of mandibular elevation in Mammals / *American Museum Novitates*. – 1974; no. 2536.
95. Rohlf F.J. tpsDig software, ver. 2.16. Computer program and documentation. – Department of Ecology and Evolution. – State University of New York at Stony Brook, 2010.

96. Roper T. J. The European badger *Meles meles*: food specialist or generalist? // J. Zool. 1994. Vol. 234. № 3. P. 437-452.
97. Rosalino L. M., Loureiro F., Macdonald D. W., Santon-Reis M. Dietary shifts of the badger (*Meles meles*) in Mediterranean woodlands: an opportunistic forager with seasonal specialisms // Mammalian Biology-Zeitschrift für Säugetierkunde. 2005. Vol. 70. № 1. P. 12-23.
98. Ross C. F., Metzger K. A. Bone strain gradients and optimization in vertebrate skulls // Ann Anat. 2004. Vol. 186. P. 387–396.
99. Ross C. F., Patel B. A., Slice D. E., Strait D. S., Dechow P. C., Richmond B. G., Spencer M. A. Modeling masticatory muscle force in finite element analysis: sensitivity analysis using principal coordinates analysis // The Anatomical Record Part A. 2005. Vol. 283a. P. 288 –299.
100. Sakamoto M., Lloyd G. T., Benton M. J. Phylogenetically structured variance in felid bite force: the role of phylogeny in the evolution of biting performance // J. Evol. Biol. 2010. Vol. 23. P. 463-478.
101. Sato J. J., Wolsan M., Prevosti F. J., D’Elia G. D., Begg C., Begg K., Hosoda T., Campbell K. L., Suzuki H. Evolutionary and biogeographic history of weasel-like carnivorans (Musteloidea) // Mol. Phylogenet. Evol. 2012. Vol. 63. P. 745–757.
102. Schuetzenmeister A. VCA: Variance Component Analysis. – R package version 1.3.2. – 2016. <https://CRAN.R-project.org/package=VCA>.
103. Simpson G.G. Tempo and mode in evolution. – New York: Columbia University Press, 1944. – xviii + 237 p.
104. Therrien F. Mandibular force profiles of extant carnivorans and implications for the feeding behaviour of extinct predators // J. Zool., Lond. 2005. Vol. 267. P. 249–270.
105. Thomason J. J. Cranial strength in relation to estimated biting forces in some mammals // Can. J. Zool. 1991. Vol. 69. P. 2326–2333.

106. Thomason J. J., Grovum L. E., Deswysen A. G., Bignell W. W. In vivo surface strain and stereology of the frontal and maxillary bones of sheep: implications for the structural design of the mammalian skull // *The Anatomical Record*. 2001. Vol. 264. P. 325–338.

107. Timm-Davis L.L., DeWitt T.J., Marshall C.D. Divergent skull morphology supports two trophic specializations in otters (Lutrinae) // *PLoS ONE*. 2015. Vol. 10. № 12: e0143236.

108. Tseng Z. J. Cranial function in a late Miocene *Dinocrocuta gigantea* (Mammalia: Carnivora) revealed by comparative finite element analysis // *Biological Journal of the Linnean Society*. 2009. Vol. 96. P. 51–67.

109. Tseng Zh. J., Binder W. J. Mandibular biomechanics of *Crocuta crocuta*, *Canis lupus*, and the late Miocene *Dinocrocuta gigantean* (Carnivora, Mammalia) // *Zoological Journal of the Linnean Society*. 2010. Vol. 158. P. 683–696.

110. Turnbull W. D. Mammalian masticatory apparatus // *Fieldiana (Zool.)*. 1970. Vol. 18. P. 147–356.

111. Van Dijk J., Andersen T., May R., Andersen R., Andersen R., Landa A. Foraging strategies of wolverines within a predator guild // *Can. J. Zool.* 2008. Vol. 86. № 9. P. 966–975.

112. Van Eijden T. M. G. J. Biomechanics of the mandible // *Crit. Rev. Oral. Biol. Med.* 2000. Vol. 11. № 1. P. 123–136.

113. Van Valkenburgh B. De'ja`vu: the evolution of feeding morphologies in the Carnivora // *Integrative and Comparative Biology*. 2007. Vol. 47. № 1. P. 147–163.

114. Van Valkenburgh B. Costs of carnivory: tooth fracture in Pleistocene and recent carnivorans // *Biol. J. Linn. Soc.* 2009. Vol. 96. P. 68–81.

115. Van Valkenburgh B., Ruff C. B. Canine tooth strength and killing behaviour in large carnivores // *J. Zool. (Lond.)*. 1987. Vol. 212. P. 379–397.

116. Van Valkenburgh B, Teaford M.F., Walker A. Molar microwear and diet in large carnivores: inferences concerning diet in the sabretooth cat, *Smilodon fatalis* // *J. Zool., Lond.* 1990. Vol. 222. P. 319–340.

117. Vassallo A. I., Becerra F., Echeverr A. I., Casinos A. Ontogenetic integration between force production and force reception: a case study in *Ctenomys* (Rodentia: Caviomorpha) // *Acta Zoologica* (Stockholm). 2016. Vol. 7. № 2. P. 232–240.

118. Weijs W. A. Evolutionary approach of masticatory motor patterns in mammals // *Advances in Comparative Environmental Physiology*. 1994. Vol. 18. P. 281–320.

119. Wheeler B., Torchiano M. ImPerm: Permutation Tests for Linear Models. – R package version 2.1.0. – 2016. <https://CRAN.R-project.org/package=ImPerm>.

120. Wroe S. Cranial mechanics compared in extinct marsupial and extant African lions using a finite-element approach // *Journal of Zoology*. 2008. Vol. 274. P. 332–339.

121. Wroe S., McHenry C., Thomason J. Bite club: comparative bite force in big biting mammals and the prediction of predatory behaviour in fossil taxa // *Proc. R. Soc. B*. 2005. Vol. 272. P. 619–625.

122. Wroe S., Clausen Ph., McHenry C., Moreno K., Cunningham E. Computer simulation of feeding behaviour in the thylacine and dingo as a novel test for convergence and niche overlap // *Proc. R. Soc. B*. 2007. Vol. 274. P. 2819–2828.

123. Zelditch M. L., Swiderski D. L., Sheets H. D., William L. F. *Geometric Morphometrics for Biologists*. Elsevier, New York, 2004. 443 p.

124. Zelditch M. L., Wood A. R., Bonett R. M., Swiderski D. L. Modularity of the rodent mandible: integrating bones, muscles, and teeth // *Evolution & Development*. 2008. Vol. 10. P. 756–768.

125. Zhou Y. B., Slade E., Newman C., Wang X. M., Zhang S. Y. Frugivory and seed dispersal by the yellow-throated marten, *Martes flavigula*, in a subtropical forest of China // *Journal of Tropical Ecology*. 2008. Vol. 24. № 02. P. 219–223.

ДОДАТКИ

Додаток А. Класифікація куницевих, прийнята в роботі

Ряд *Carnivora* Bowdich, 1821 – Хижі

Родина *Mustelidae* Fischer, 1817 – Куницеві

Рід *Gulo* Storr, 1780 – Росомахи

Gulo gulo (Linnaeus, 1758) – Росомаха

Рід *Enhydra* Fleming, 1822 – Калани

Enhydra lutris (Linnaeus, 1758) – Калан

Рід *Meles* Boddaert, 1785 – Борсуки

Meles meles (Linnaeus, 1758) – Борсук європейський

Рід *Lutra* Brunnich, 1771 – Видри

Lutra lutra (Linnaeus, 1758) – Видра річкова

Рід *Martes* Pinel, 1792 – Куниці

Martes martes (Linnaeus, 1758) – Куниця лісова

Martes foina (Erxleben, 1777) – Куниця кам'яна

Martes zibellina (Linnaeus, 1758) – Соболь

Martes flavigula (Boddaert, 1785) – Харза

Рід *Mustela* Linnaeus, 1758 – Горностаї та тхори

Mustela eversmani Lesson, 1827 – Тхір степовий

Mustela putorius Linnaeus, 1758 – Тхір лісовий

Mustela lutreola (Linnaeus, 1761) – Норка європейська

Mustela sibirica Pallas, 1773 – Колонок

Mustela erminea Linnaeus, 1758 – Горностай

Mustela nivalis Linnaeus, 1766 – Ласка

Додаток Б. Список проаналізованих екземплярів

Зоологічні музеї:

МГУ – Московського державного університету ім. М. В. Ломоносова

ННПМ – Національного науково-природничого музею НАН України

Enhydra lutris

ННПМ 6051, б/н; МГУ 153900, 153903, 153905, 153906, 153913, 180675, 180677, 180712, 180726, 180731, 180781, 180795, 180867, 188110, 191478, 191480.

Gulo gulo

ННПМ 896; МГУ 4770, 12950, 34903, 34905, 34910, 48431, 48442, 84882, 92833, 95903, 95905, 95910, 152554, 188013, 188015, 188017, 188018, 188031.

Lutra lutra

ННПМ 27; МГУ 12902, 12952, 12958, 29137, 29138, 40254, 48382, 69321, 69342, 76698, 77181, 92196, 92202, 92241, 92244, 92249, 92826, 92830, 92831.

Meles meles

ННПМ 16, 864, 867, 868, 870, 872, 875, 878, 893, 1107, 1203, 3150, 3151, 3152, 3153, 3219; МГУ 44340, 75418.

Martes martes

ННПМ 31, 33, 34, 83, 84, 85, 86, 93, 96, 97, 100, 105, 127, 128, 856, 1668, 4357, 4719, 6110, 6111, 6112, 6115, 6266, 6302.

Martes foina

ННПМ 5, 6, 7, 10, 25, 78, 79, 81, 82, 111, 119, 130, 132, 136, 145, 172, 861, 862, 1108, 6123, 6125, 6126, 6127.

Martes zibellina

ННПМ 1176, 1177, 1179, 1669; МГУ 5770, 5777, 5799, 5817, 5818, 5820, 45121, 57803, 57899, 57943, 58015, 58020, 62471, 62472, 73458, 86448, 89300, 89329.

Martes flavigula

МГУ 40696, 40697, 42486, 49207, 69302, 69303, 69304, 69309, 69311, 69312, 77180, 78426, 78427, 92369, 109978, 109983, 109985, 115710, 139099.

Mustela eversmani

ННПМ 1, 2, 3, 4, 9, 44, 53, 63, 64, 65, 1042, 1059, 1077, 1078, 2576, 2675, 2842, 5578, 6138, 6156, 6241, 6243, 6244.

Mustela putorius

ННПМ 7, 90, 92, 123, 835, 837, 839, 840, 936, 1204, 3765, 3768, 3769, 4720, 5577, 5763, 5797, 6141, 6144, 6157, 6289, A, B, M3861.

Mustela lutreola

ННПМ 801, 802, 803, 804, 805, 806, 807, 809, 810, 811, 812, 813, 814, 815, 816, 817, 818, 819, 820, 821, 823, 845, 3063.

Mustela sibirica

МГУ 27885, 27887, 27902, 41193, 41200, 41219, 41223, 41234, 41238, 41248, 41249, 42475, 76903, 76909, 76951, 77031, 77035, 91758, 123568.

Mustela erminea

МГУ 32509, 48606, 8867, 48574, 48614, 48632, 48656, 80847, 101585, 101586, 101588, 162843, 168515, 168516, 168518, 168522, 168524, 171319, 171321, 171331.

Mustela nivalis

ННПМ 49, 51, 120, 6150; ZM 3986, 3988, 13021, 13027, 28845, 30261, 41120, 41762, 47890, 72068, 72071, 82530, 82636, 122852.

Додаток В. Описова статистика даних

Таблицю В. 1. див. за посиланням:

https://drive.google.com/file/d/1YZNXm_NyUxKqRmi4YSGHYdgtLIkIbgIV/view?usp=sharing

Позначення: Total N – загальна кількість, Total Mean – загальні середні значення, Total SD – стандартне відхилення для загальних даних, f; N – кількість самок, f; Mean – середні значення для самок, f; SD – стандартне відхилення значень для самок, m; N – кількість самців, m; Mean – середні значення для самців, m; SD – стандартне відхилення значень для самців.