



Історичний розвиток та мінливість будови вторинного кісткового піднебіння ссавців

Марія Білецька

Волинський національний університет імені Лесі Українки, Луцьк, Україна

Адреса для листування: biletska.maria@vnu.edu.ua

Отримано: 18.04.23; прийнято до друку: 10.06.23; опубліковано: 29.06.23

Резюме. У роботі представлено результати багаторічних досліджень (1995-2020р.р.) вторинного кісткового піднебіння (ВКП) ссавців. Проведено аналіз його історичного розвитку у теріоморфних плазунів і ссавців, обговорюється природа мінливості, її функціональне і філогенетичне значення.

Показано, що вторинне кісткове піднебіння ссавців проявляє мінливість за кількістю елементів, які його утворюють, наявністю чи відсутністю лемеша у його структурі та часткою участі окремих кісток.

Описано особливості будови вторинного кісткового піднебіння представників 12 рядів рецентних ссавців та вимерлих теріоморфних рептилій. Наведено 14 різних варіантів конструкції ВКП із крайніми відхиленнями від типової мавпальної будови (відсутність у його складі верхньощелепної (*Desmodus rotundus*) або передщелепної (більшість *Microchiroptera*) кісток, а також наявність крилоподібної кістки (*Cetacea*, *Edentata*) і передлемеша (*Monotremata*) та вставки лемеша (*Chiroptera*, *Cetacea*, *Artiodactyla*).

Ключові слова: вторинне кісткове піднебіння, мінливість, філогенез, ссавці, теріоморфні плазуни.

Historical development and secondary bone palate variability of mammals

Maria Biletska

Lesya Ukrainka Volyn European National University Lutsk, Ukraine

Correspondence: biletska.maria@vnu.edu.ua

Abstract. The following paper presents the results of long-term investigations (1995-2020) of the secondary bone palate (SBP) of mammals. It was analyzed the historical development of this structure in theriomorphic reptiles and mammals and the nature of the secondary bone palate variability, its functional and phylogenetic significance was discussed.

It was shown that the secondary bone palate of mammals reveals variability in the quantity of elements it consists of, the presence or absence of the *vomer* in its structure and the partial participation of individual bones.

There were described the structure features of the secondary bone palate of representatives from 12 orders of recent mammals and extinct theriomorphic reptiles. Various variants of the SBP structure with extreme deviations from the typical mammalian structure were given (absence in its constitution of *os maxillare* (*Desmodus rotundus*) or *os praemaxillare* (most *Microchiroptera*) bones, as well as the presence of a *os pterygoideum* (*Cetacea*, *Edentata*) and *praevomer* (*Monotremata*) and the presence of a *vomer* insert (*Chiroptera*, *Cetacea*, *Artiodactyla*).

Key words: secondary bone palate, variability, phylogeny, mammals, theriomorphic reptiles.

ВСТУП

Тривалий час вторинне кісткове піднебіння (ВКП) вищих хребетних розглядалося як структура, що виникає й досягає своєї найбільш складної будови у рептилій, а у ссавців його будова дещо

спрощується (зменшується кількість кісток, які беруть участь у його формуванні) і змінюється (зокрема частка кожної з кісток у його складі), досягаючи, тим самим, типової для представників класу організації. Проте, вже на початку ХХ століття ВКП розглядається як одна з типових мавпальних

структур, а його формування – як один із проявів «маммалізації» теріоморфних рептилій. У порівняльно-анатомічному аспекті ВКП, в тому чи іншому вигляді, описано у деяких представників рецентних і викопних рептилій. Окремі етапи його формування прослідковуються у *Ictidosuchia*, *Scalopsynodontia*, деяких *Therocephalia* [1]. Вже у деяких груп теріодонтов (*Vauriamorpha*, *Cynodontia*, *Diartrogna*) воно досягає характерної для *Mammalia* конструкції [2, 3, 4].

У філогенетичному аспекті ВКП утворювалося шляхом формування бічних виростів кісток дорсальної поверхні ротової порожнини, їхнього розростання (починаючи з вищих теріодонтов) у піднебінні відростки передщелепної (*os praemaxillare*), верхньощелепної (*os maxillare*) і піднебінної (*os palatinum*) кісток. Одна з функцій ВКП – поділ травного та дихального шляхів [2]. На думку різних авторів, серед структур, які брали участь на ранніх етапах становлення ВКП у поділі ротової порожнини на носову і вторинну ротову, називаються також птеригодні фланги, передлеміш (*praevomer*) і леміш (*vomer*). Надалі передлеміш був ідентифікований як внутрішня пластина піднебінного відростка передщелепної кістки [4]. Участь лемеша у формуванні ВКП у деяких груп теріодонтів [5] оскаржувалося [6], але у цинодонтів леміш виходить на поверхню піднебіння, утворюючи покрівлю залишкового піднебінного вікна [4]. Участь лемеша в утворенні твердого піднебіння має місце у деяких черепах [2, 7]. У них ВКП може бути як примітивної будови, тобто утворено тільки невеликими піднебінними відростками верхньощелепної і передщелепної кісток і широкою пластиною лемеша, так і повністю маммального типу.

Серед теріоморфних рептилій особливої уваги заслуговують чотири групи тварин: *Proscynosuchus*, *Vauria*, *Thrinaxodon* і *Cynognathus*. У представників *Proscynosuchus* типове ВКП остаточно ще не сформовано. Основною причиною цього є відсутність повного змикання відносно добре розвиненого піднебінного відростка верхньощелепної і горизонтальної пластини піднебінної кістки по медіальній лінії. В результаті цього леміш на всьому протязі є дещо розширеним. Вентральним краєм він разом з піднебінним відростком передщелепної кістки (щільно примикає до аборального кінця останнього) формує центральну пластину ВКП; від відповідних відростків верхньощелепної і піднебінної кісток відділений вузькою щілиною. Виходячи з того, що названі відростки *maxillare* і *palatinum* максимально зближені у задній частині ВКП, логічно припустити можливість участі переднього кінця лемеша в утворенні ВКП при остаточному змиканні піднебінного відростка верхньощелепної і горизонтальної пластини піднебінної кісток. У *Vauria* ВКП практично повністю сформовано. Від типового маммального типу відрізняється відсутністю різцевих відростків і горизонтальної пластини *palatinum* (у результаті цього остання не бере участі в утворенні ВКП) і наявністю ромбовидної вставки лемеша у місці з'єднання піднебінних відростків верхньощелепної і

передщелепної кісток [5]. Представники теріоморфних рептилій з родів *Thrinaxodon* і *Cynognathus* мають ВКП уже типово маммального типу [1]. Єдиною відмінністю є наявність у передній частині лемеша, який розділяє носову і ротову порожнини у місці різцевих отворів. При цьому слід особливо відзначити, що у *Proscynosuchus*, *Thrinaxodon* і *Cynognathus* частка участі горизонтальної пластини піднебінної кістки у формуванні ВКП незначна і в процентному відношенні близька до такого у *Artiodactyla*.

Серед рецентних рептилій подібну будову ВКП виявлено у деяких черепах. Зокрема, у *Chisternon* процес формування ВКП знаходиться в зачатковому стані і піднебіння утворено відносно великим відростком передщелепної кістки, до якої аборально примикає лопатоподібно розширена ділянка переднього нижнього краю лемеша і невеликі піднебінні відростки, які відходять від передньої чверті тіла верхньощелепної кістки. У *Trionyx* ВКП майже ідентичне такому у *Vauria*. Специфічність обумовлена участю лемеша у формуванні не тільки передньої, а й задньої частини ВКП.

У ссавців склад ВКП стабілізувався, найчастіше його формують піднебінні відростки передщелепної і верхньощелепної кісток і горизонтальна пластина піднебінної кістки. Однак його форма, розміри і частка участі кожної з перерахованих кісток варіюють. Від такого типового («маммального») складу ВКП відомі лише нечисленні відхилення. Тому про ВКП ссавців склалося уявлення як про одне з найбільш консервативних утворень черепа; вважається, що воно вивчено досить повно і як структура однорідна і монолітна не представляє інтересу для морфологів і філогенетиків. Однак пізніше знахідки дещо похитнули уявлення про монотонність структури ВКП ссавців і змусили знову звернутися до цієї теми [8, 9].

Відносно функцій ВКП висловлювалася й інша точка зору. Орлов (1950) вважав, що розвиток цієї структури був пов'язаний, насамперед з механічною функцією зміцнення щелепного апарату. Мабуть, правий Татаринов (1976), який вважає, що у процесі формування ВКП обидві функції тісно перепліталися. Мета цієї статті – деяка ревізія літературних даних, обговорення власних даних (що розширюють уявлення про варіабельність структури ВКП), а також спроба показати, що консервативність ВКП ссавців відносна і що філогенетична інформативність його, мабуть, не вичерпана.

МАТЕРІАЛИ ТА МЕТОДИ ДОСЛІДЖЕНЬ

До аналізу залучено матеріал багатьох груп ссавців. Використано дані К. Флєрова (1969) про будову ВКП в однопрохідних, неповнозубих, трубкозуба, ящерів і китоподібних. ВКП нижчих хом'якоподібних аналізували на основі матеріалів Н. Воронцова (1982) (автор не ставив завдання досліджувати ВКП, проте в його монографії представлені чіткі малюнки черепів нижчих хом'якоподібних, що дозволяють отримати цікаву для нас

інформацію). Черепа інших таксонів ссавців досліджені нами. Для цього використані фонди музеїв зоології Інституту зоології імені І. І. Шмальгаузена НАН України, Київського національного університету імені Тараса Шевченка та заповідника «Асканія-Нова», а також матеріал, отриманий нами в експедиціях протягом останніх 25 років. Досліджувалися черепа ембріонів пізніх стадій розвитку, новонароджених, молодих і дорослих особин. Використано загальноприйняті методики мікро- і макроморфологічних досліджень.

РЕЗУЛЬТАТИ ДОСЛІДЖЕНЬ

До недавнього часу відхилення від найбільш типового для ссавців структурного типу ВКП були відомі лише для *Tachyglossus* [10] і *Cetacea* [8]. Специфіка організації ВКП у єхидни полягає в тому, що в його утворенні у точці з'єднання міжверхньощелепного, міжпіднебінного і піднебінно-верхньощелепних швів у вигляді ромбовидної вставки бере участь леміш. Крім того, у складі ВКП *Monotremata* (*Ornithorhynchus*, на відміну від усіх інших ссавців) наявний передлеміш (*praevomer*) У формуванні ВКП китоподібних, крім верхньощелепної, передщелепної і сильно гіпертрофованої піднебінної кісток, бере участь крилоподібна кістка. Таким чином, відмічені відхилення від типової організації ВКП притаманні з одного боку такій примітивній формі ссавців, як *Tachyglossus*, а з іншого – формам з високою ступінню стенофагії (трофічної спеціалізації) – *Mystaceti* і тим же *Tachyglossus*, які спеціалізовані на поїданні дрібних безхребетних без додаткового їх роздрібнення, тобто шляхом постійного заковтування їжі незалежно від актів дихання.

З метою розширення існуючих уявлень про структуру ВКП нами було проведено аналіз його будови у представників інших (крім досліджених *E. Гаупом* і *К. Флеровим*) рядів ссавців.

Marsupialia. У досліджених поодиноких представників сумчастих ВКП типового маммального типу. ВКП північного опосума (*Didelphis marsupialis* L.) закінчується далеко позаду аборального краю зубного ряду. Більшу його частину становить піднебінний відросток верхньощелепної кістки, значно менше у його формуванні беруть участь передщелепна і піднебінна кістки. Більш специфічна будова ВКП у лисячого кузу (*Trichosurus vulpecula* Kerr.). У нього, як і в опосума, велика частина ВКП утворена за рахунок верхньощелепної кістки. Задню його частину формує вузька кісткова пластинка, розташована аборальніше зубного ряду, утворена горизонтальною пластиною піднебінної кістки. У той же час, практично весь простір між цією пластиною і першими молярами (M^1) лівої і правої сторін, являє собою велику піднебінну вирізку [11].

У кенгурових (*Macropodidae*) ВКП має типову для ссавців будову. Як морфологічну особливість будови ВКП у кенгуру гірського (*Macropus robustus* Gould), великого щурячого кенгуру (*Aepyprymnus rufescens* Grey), рудо-сірого валлебі (*Protemnodon rufogrisea* Desmarest) можна відмітити лише те, що

леміш у них не доходить до переднього краю піднебіння, а піднебінні відростки передщелепної кістки заходять за передній край дуже далеко (можливо до середини щелепної кістки) [12].

Insectivora. У досліджених представників комахоїдних будова ВКП за формою і конструкцією подібна до такого в опосума. Воно закінчується (у *Suncus etruscus*) аборальніше або на рівні заднього краю зубного ряду. Піднебінна вирізка виявлена тільки у *Erinaceus europaeus* L.

Chiroptera. У досліджених рукокрилих відзначається більш значима мінливість як форми, так і конструкції ВКП. Так, у пальмового крилана (*Eidolon helvum* Kerr) ВКП типового маммального типу, закінчується значно аборальніше заднього краю зубного ряду і формується передщелепною, верхньощелепною і піднебінною кістками. При цьому часткова участь верхньощелепної і піднебінної кісток практично однакова. У єгипетського щілеморда (*Nycteris thebaica* E. Geoffroy) і звичайного тризубценося (*Asellia tridens* E. Geoffroy), підковоноса Жоффруа (*Rhinolophus clivus* Gretzshmar) [13], великого (*Rhinolophus ferrumequinum* Schreber) і малого (*Rhinolophus hipposideros* Bechstein) підковоносів ВКП закінчується на рівні M^3 , а передщелепна кістка дуже маленька і представлена тільки піднебінним відростком. У цих видів рукокрилих піднебінний відросток *praemaxillare* кістковий на всьому протязі і заповнює весь простір між верхньощелепними кістками у дорослих тварин. Однак у підковоносів редукція передщелепної кістки виражена значно більше, а піднебінний відросток у молодих особин, крім того, частково хрящовий і не зливається з верхньощелепними кістками. У голочеревого мішкокрила (*Taphozous nudiventris* Cretzschmar) і мішкокрила *Taphozous perforatus* E. Geoffroy ВКП за формою аналогічне такому підковоносів, але передщелепна кістка повністю хрящова [13]. Передщелепна кістка інших видів рукокрилих представлена, як правило, тілом і носовим відростком, піднебінний відросток у них повністю редукований. Немає особливих відмінностей і в аборальній протяжності ВКП. Так, у *Miniopterus*, *Nyctalus*, *Pipistrellus*, *Vespertilio*, *Otonycteris* воно закінчується дещо аборальніше заднього краю зубного ряду; у *Myotis*, *Plecotus*, *Barbastella*, *Eptesicus* і *Murina* – посередині або дещо аборальніше середини виличної дуги. У мексиканського рибоїдного кажана (*Noctilio leporinus* L.) і звичайного вампіра (*Desmodus rotundus* E. Geoffroy) ВКП закінчується також значно аборальніше заднього краю зубного ряду, приблизно на рівні середньої частини виличної дуги.

Отже, для всіх зазначених груп рукокрилих (виняток складають представники родин *Pteropidae* і *Desmodontidae*, а можливо і деякі інші) властива тенденція до редукції передщелепної кістки. Це підтверджується фактами часткової редукції або піднебінного, або носового відростків у досліджених видів, а також заміною кістки хрящем. Однак відсутність у великої кількості рукокрилих піднебінного відростка передщелепної кістки [13–16] або ж

практично повна відсутність цієї кістки у інших представників ряду (*Tarphozous perphoratus* і *Tarphozous.nudiventris*) [13] являє собою лише незначну модифікацію найбільш поширеного типу ВКП ссавців. Водночас виявлені нами відхилення від узагальненого маммального плану в будові ВКП у представників роду *Nyctalus* (*Vespertilionidae*), зокрема у руді вечірниці (*Nyctalus noctula* Schreber

[9] поставили під сумнів існуючі уявлення про монотонність і консервативність структури ВКП у руді вечірниці є те, що передщелепна кістка немає піднебінного відростка і не бере участі в утворенні ВКП; у формуванні ВКП, у вигляді ромбовидної вставки, бере участь леміш (рис. 1).

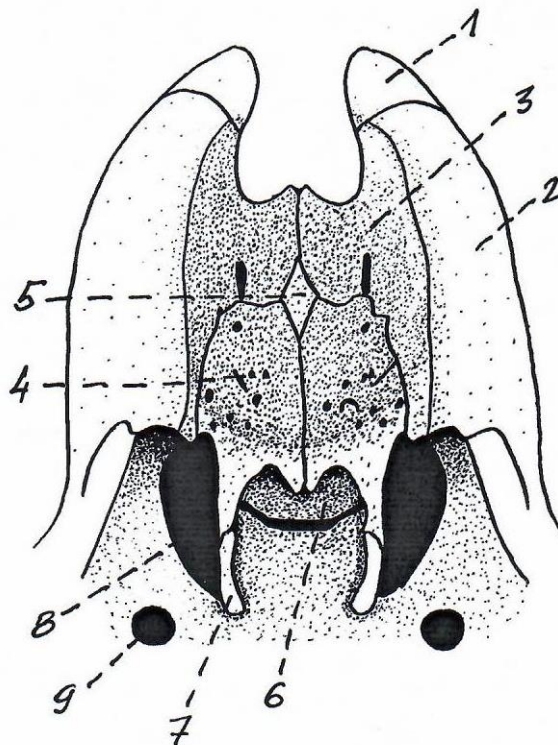


Рис. 1. Вторинне кісткове піднебіння руді вечірниці (особина 18–19 днів):

- 1 – різцева кістка; 2 – тіло верхньощелепної кістки; 3 – піднебінний відросток верхньощелепної кістки; 4 – піднебінна кістка; 5 – ромбовидна вставка лемеша; 6 – передклиновидна кістка; 7 – криловидна кістка; 8 – очна вирізка; 9 – овальний отвір

Надалі у інших представників родини *Vespertilionidae* виявлено ВКП, аналогічне за будовою ВКП руді вечірниці [9, 11]. При цьому слід відзначити, що участь лемеша у формуванні ВКП у цих представників ряду проявляє індивідуальну та міжвидову мінливість. Особливої уваги при цьому заслуговує той факт, що у пізнього кажана (*Eptesicus serotinus* Schreber) ромбовидна вставка лемеша з віком покривається піднебінним відростком верхньощелепної і горизонтальною пластиною піднебінних кісток (нагадаємо, що аналогічна картина описана у крокодилів і деяких теріодонтов).

Таким чином, серед досліджених рукокрилих участь лемеша в будові ВКП характерна лише для *Vespertilionidae*. У той же час, аналіз літературних даних щодо будови черепа деяких рукокрилих на пізніх стадіях ембріонального розвитку (наприклад, у єгипетської летючої собаки *Rousettus aegyptiacus* E.Geoffroy) [17] показав, що у представників підряду *Megachiroptera* також відзначається тенденція до з'єднання лемеша з елементами ВКП, що супроводжується зменшенням піднебінного відростка верхньощелепної і горизонтальної пластини піднебінних кісток у зоні контакту з лемешем, а також

збільшенням кута з'єднання пластин лемеша (кут близький до 90°), однак виходу лемеша на поверхню ВКП не спостерігається.

Як одна з причин такої будови ВКП у деяких рукокрилих може бути обговорена комплексна модифікація всього скелета представників ряду, пов'язана з необхідністю його полегшення загалом і полегшення масивного і великого черепа, зокрема. Про розміри і масу черепа рукокрилих свідчать наступні факти: у двоколірного кажана (*Vespertilio murinus* L.) довжина черепа становить близько 50 % довжини грудно-поперекового відділу хребта [14]; відносна маса черепа від маси всього скелета у багатьох *Microchiroptera* коливається від 20 до 30 % і більше [18]; найбільш «важкий» компонент черепа рукокрилих – зубощелепний апарат (зокрема, у руді вечірниці загальна маса нижньої щелепи із зубами і виділеними зубами верхньої щелепи становить 44 % від маси всього черепа [19]).

Ми припускаємо, що полегшення настільки великого черепа у рукокрилих відбувалося паралельно двома шляхами: а) шляхом зменшення загальної кількості зубів (у *Pteropidae* 34-24 зуби, у *Desmodotidae* – 26-20 зубів), яке супроводжується

укороченням лицьового відділу черепа; б) шляхом стоншення кісток черепа, насамперед мозкової капсули (як відділу, менш схильного до впливу динамічних навантажень), при збереженні відносно значної кількості великих зубів комахоїдного типу (*Myotis* – 38) і укорочення лицьового відділу черепа. При цьому зменшення товщини окремих кісток ускладнювало можливість їх міцного з'єднання між собою гладкими і зубчастими швами, що викликало необхідність зміни названих типів швів (в деяких випадках замінені лускатими швами), або прискореної їх облітерації. Можна допустити, що ромбовидна вставка лемеша, як складова частина ВКП, також сприяла процесу полегшення ВКП без втрати його міцності.

Відомо, що у ссавців піднебінний відросток верхньощелепної і горизонтальна пластина піднебінної кісток з'єднуються між собою і з однойменними утвореннями протилежного боку за допомогою гладких і (або) зубчастих швів. Витончення крайових зон кісток у рукокрилих призвело до втрати міцності такого з'єднання. Збереження міцності ВКП виявилось можливим при утворенні додаткового кісткового елемента – пластини, що з'єднує піднебінні відростки верхньощелепної і піднебінної кісток протилежних сторін між собою. Роль такого елемента у гладконосих кажанів і виконує леміш. У інших рукокрилих, в тому числі і у дослідженого М. Ковтун, Р. Лихотоп *Eptesicus helvum*, у якого полегшення черепа відбулося головним чином за рахунок полегшення зубощелепного апарату, участь в утворенні ВКП не виявлено [17]. Цим підтверджується механічна функція ВКП.

Питання про інформативність описаних структурних типів ВКП поки залишається відкритим, хоча сам факт «гетерогенності» має безсумнівно порівняльно-анатомічне і еволюційно-морфологічне значення як для морфологів, так і для палеозоологів.

Заслуговує на увагу той факт, що участь лемеша у формуванні ВКП деяких рукокрилих веде до витоків історії класу *Mammalia*, а участь лемеша в структурі їх ВКП практично така ж як і у вищих періодонтів та ссавців.

Виникає також питання участі лемеша у формуванні ВКП рукокрилих: це стародавня, успадкована ознака (свого роду атавізм) чи це результат перетворень, пов'язаних із полегшенням скелета? Складність полягає головним чином у тому, що *Vespertilionidae* не відрізняються якими-небудь трофічними спеціалізаціями (порівняно з рядом інших родин) і не є найпримітивнішою групою *Chiroptera*. Монофілія *Microchiroptera* ні в кого з дослідників сумнівів не викликає. Мозаїчність прояву ознак – явище відоме і поширене, однак, коли вона виявляється в окремих представників таких великих таксонів, як рептилії (черепахи, крокодили), ряд груп періодонтів, а потім у представників *Mammalia* (одного представника ряду однопрохідних і представників однієї з численних родин ряду *Chiroptera*), то це, з одного боку, викликає відчуття неповноти інформації, а з другого – знову зіштовхує нас з проблемою філогенетичної значимості ознак і їх

«зважуванням». Складається враження, що структура ВКП ссавців не досліджена до кінця. Як правило, були досліджені черепа дорослих особин, а описані особливості були виявлені на ембріональному матеріалі, у новонароджених і молодих особин.

Інтерпретувати філогенетичну значимість описаних особливостей сьогодні було б ризиковано, так як необхідно мати більш повну інформацію. Разом з тим, отримані дані свідчать про множинність шляхів формування ВКП і досягнення аналогічного функціонального ефекту. Необхідно також взяти до уваги роботи про відмінності механізмів формування ВКП в онтогенезі ссавців, птахів і крокодилів [20].

Desmodontidae. Особливої уваги у цьому відношенні заслуговує організація ВКП у вампірів. ВКП дорослих особин вампірів відрізняється від такого молодих і загалом подібне з будовою ВКП інших ссавців. Найбільш характерні особливості наступні: задній край ВКП чітко позначений і виступає помітно абсоральніше зубного ряду (очевидно це пов'язано з укороченням зубного ряду за рахунок редукції молярів), серединний шип добре виражений, крилоподібні відростки добре розвинені і закінчуються великими *hamulus pterygoideus*, великий піднебінний отвір (*for. palatinum majus*) і відповідна частина піднебінного каналу облітеровані, максимальна ширина ВКП припадає на середню частину в ділянці премолярів. Загалом ВКП дорослих вампірів представляє монолітну кісткову структуру ромбоподібної форми [21].

ВКП молодих особин за формою схоже з таким дорослих. Однак у них ще зберігається великий *for. palatinum majus*, доповнений великою кількістю дрібних піднебінних отворів, а найголовніше – добре видно міжкісткові шви, що дозволяють диференціювати складові компоненти ВКП. Останнє і дозволило виявити й описати ще один (шостий) раніше невідомий варіант конструкції ВКП ссавців: воно утворене, головним чином, горизонтальною пластиною піднебінної кістки і лише в передній частині у його формуванні бере участь відносно великий піднебінний відросток передщелепної кістки. Особливість тут полягає у відсутності піднебінних відростків верхньощелепної кістки і, отже, відсутність останньої у формуванні ВКП (рис. 2). У всіх раніше описаних типах конструкції ВКП піднебінні відростки верхньощелепної кістки є його постійним, невід'ємним компонентом.

Описана конструкція ВКП найбільш специфічна з усіх відомих типів, бо йдеться не про відмінності часткової участі різних кісток, не про «вкраплення» нових (доповнюючих) компонентів, а про виключення одного з основних структурних компонентів, присутнього у всіх раніше описаних типах ВКП. Аналоги поки невідомі. Щось подібне можна побачити у *Synostocephalus* (*Therapsida*, *Dicynodontia*, *Endothiodontidae*), зачаткове кісткове піднебіння яких утворене горизонтальною пластиною піднебінної кістки і піднебінним відростком збільшеної передщелепної кістки; піднебінний відросток верхньощелепної кістки не виражений [1]. Однак тут справедливніше буде говорити, що під-

небінний відросток верхньощелепної кістки «ще не розвинений», тоді як у звичайного вампіра він, швидше за все, редукований. Спробуємо проаналізу-

вати цей аспект з позицій функції щелепного апарату і ВКП, а також – динаміки онтогенезу ВКП.

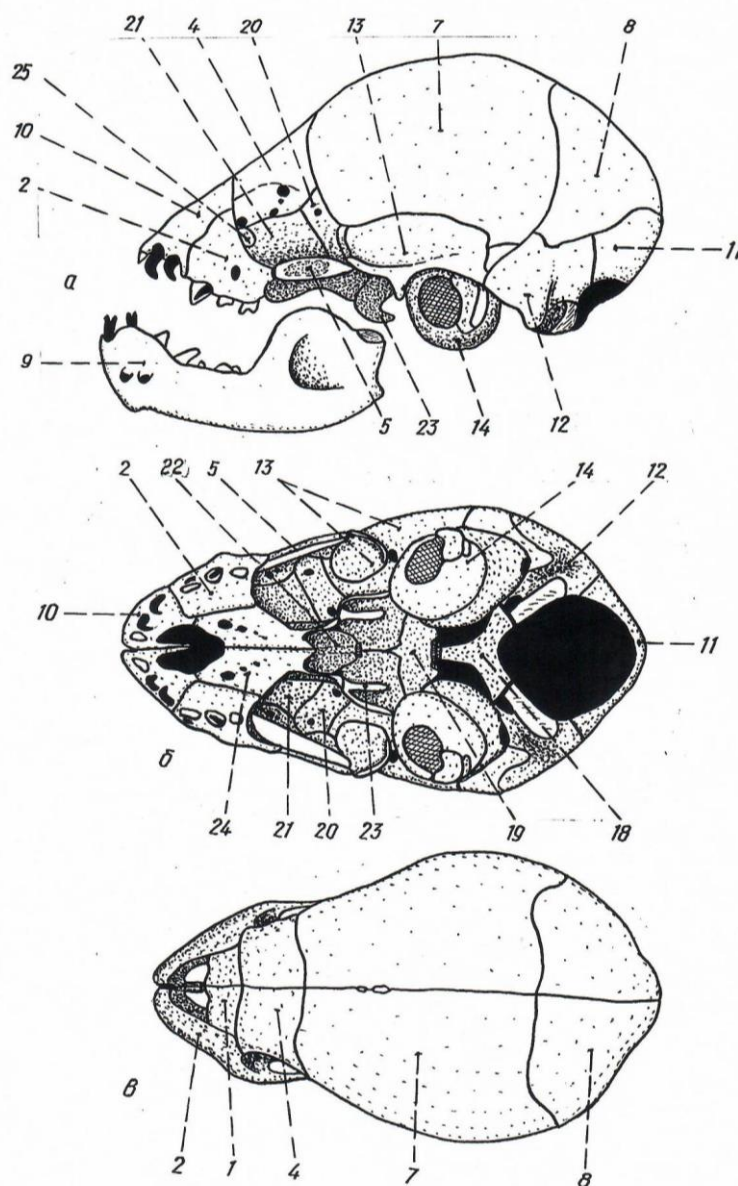


Рис. 2. Череп молоді особи *Desmodus rotundus* (а – збоку; б – знизу; в – зверху): 1 – носова кістка; 2 – верхньощелепна кістка; 3 – виличний відросток верхньощелепної кістки; 4 – лобна кістка; 5 – вилична кістка; 6 – виличний відросток лускатої кістки; 7 – тім'яна кістка; 8 – міжтім'яна кістка; 9 – нижня щелепа; 10 – передщелепна кістка; 11 – верхня потилична кістка; 12 – бічна потилична кістка; 13 – луската кістка; 14 – барабанна кістка; 15 – великий потиличний отвір; 16 – потиличний мицелок; 17 – під'язиковий отвір; 18 – основна потилична кістка; 19 – основна клиновидна кістка; 20 – крилоклиновидна кістка; 21 – ооклиновидна кістка; 22 – передклиновидна кістка; 23 – передклиновидна кістка; 24 – піднебінна кістка; 25 – слізна кістка

Desmodontidae – це одна з найбільш вузько спеціалізованих груп Chiroptera. У зв'язку з переходом на живлення кров'ю у них відзначаються чітко виражені адаптивні перетворення травної системи, включаючи і апарат первинної обробки їжі [22, 23]. Зубна система *Desmodus rotundus* найбільш скорочена серед всіх рукокрилих і представлена різцями (1/2), іклами (1/1) і премолярами (2/3); загальна кількість зубів – 20 [15, 23]. Відбулися значні зміни і в специфіці жувального апарату, пов'язані зі зміною

локалізації точок докладання максимальних функціональних навантажень. Так, якщо у більшості ссавців функція різців спрямована, в основному, на захоплення і частково утримання їжі, а основне навантаження по первинній її обробці та формуванні харчової грудки припадає на комплекс щічних (корінних) зубів, то у вампірів максимальне навантаження лягає на гіпертрофовані перші різці верхньої щелепи, які разом з відносно великими верхніми і нижніми іклами служать для розрізання

шкіри жертви (всі інші зуби – сильно поступаються першим різцям за розмірами; функція їх, мабуть, обмежена) [23]. Перебудову зубної системи супроводжують помітне вкорочення лицьового відділу черепа і потужна жувальна мускулатура у цього виду, що значно збільшує силу стиснення ріжучих поверхонь зубів. Це призвело до зміни спрямованості сил, що виникають при стисненні щелеп. У результаті основне навантаження на кістки черепа *Desmodus rotundus* пов'язане з векторами, що проходять від верхніх різців, і лягає на: 1) тіло передщелепної кістки, її носовий відросток і далі на покрівлю черепа; 2) тіло передщелепної кістки, її піднебінний відросток і далі в область ВКП; 3) тіло передщелепної кістки, тіло верхньощелепної кістки і далі на виличну дугу і, частково, по передньому краю орбіти на покрівлю черепа. Вектори сили, що формуються у інших ссавців при стисненні корінних зубів і направлені від тіла верхньощелепної кістки по її відростках – лобовому і піднебінному, мабуть, практично відсутні. У результаті цього ВКП *Desmodus rotundus* частково втрачає одну із основних [4], а на думку інших авторів [24] – основну свою механічну функцію щодо зміцнення щелепного апарату, що не могло не позначитися як на формі, так і на конструкції ВКП. Тому ми вважаємо, що тенденція до редукції піднебінних відростків верхньощелепної кістки могла бути викликана зміною біомеханіки жувального апарату. Основну роль при цьому відіграє відсутність жувальних рухів, а, відповідно, і сил, які при цьому виникають. Відомо, що при стисненні корінних зубів вектори сили поширюються таким чином, що тіла верхньощелепних кісток протилежних сторін отримують тенденцію до розходження в медіалатеральному напрямку. У філогенезі, в результаті посилення жувальних функцій, відцентрові сили посилювалися, що, на нашу думку, і стало однією (якщо не головною) з причин формування піднебінних відростків верхньощелепних і горизонтальних пластин піднебінних кісток, що з'єднуються медіально і, відповідно, нейтралізують їх. Відсутність відцентрових сил у вампірів поставило під сумнів і необхідність існування в «класичному» варіанті цих відростків. Однак паралельно цьому процесу у *Desmodus rotundus* відзначається посилення вектора, спрямованого від різців на тіло передщелепної кістки, її піднебінний відросток і далі на елементи ВКП. Це, у свою чергу, зумовило необхідність формування структур, які стають буфером, що проводить і гасить величину цього вектора сили. Такими структурами і стали горизонтальні пластини піднебінних кісток [21].

Виникають певні труднощі і при інтерпретації даних по динаміці онтогенезу ВКП, виявлених у рецентних ссавців, при визначенні шляхів його формування у *Desmodus rotundus*.

Вважалось встановленим, що в ембріогенезі ВКП ссавців можна виділити наступні етапи: 1) утворення зачатків пластинок піднебіння на медіальних краях верхньощелепних дуг; зростання зачатків і їх вертикальне розташування близько до латеральних стінок ротової порожнини; 3) перехід

піднебінних пластинок в горизонтальне положення (у передній частині ротової порожнини шляхом повороту – горизонталізації, у задній – шляхом зміни форми піднебінних пластинок) та формування вогнища скостеніння верхньощелепної кістки; 4) злипання піднебінних пластинок у середній частині (у *Mus musculus* на рівні очей), а потім процес поширюється орально і аборально; 5) розростання відповідних відростків передщелепної, верхньощелепної і піднебінної кісток, їх з'єднання в сагітальній площині з утворенням ВКП [19, 25]. У таку схему онтогенезу піднебіння вкладаються всі відомі типи структурної організації останнього, за винятком описаного у *Desmodus rotundus*. Можна припустити два можливих варіанти формування «вампірного» типу конструкції ВКП в пренатальному онтогенезі: 1) у зоні, де зазвичай у інших ссавців знаходяться піднебінні відростки верхньощелепної кістки, формується самостійне вогнище скостеніння, яке втрачає зв'язок з верхньощелепною кісткою і зростається надалі з горизонтальною пластиною піднебінної кістки; 2) горизонтальний відросток піднебінної кістки розростається орально, займає весь простір між верхньощелепними кістками і з'єднується швом з піднебінним відростком передщелепної кістки. Можна допустити і редукцію закладок піднебінних відростків верхньощелепної кістки на одній з ранніх стадій ембріогенезу. Останнє може бути корелятивно пов'язано з редукцією молярів і відповідної частини верхньощелепної кістки [19].

Виходячи з вище сказаного, зрозуміло, що будова ВКП звичайного вампіра цілком обумовлена адаптаційними процесами – перебудовою біомеханіки жувального апарату і корелює з частковою редукцією верхньощелепної кістки.

Cetacea. У китоподібних череп побудований досить специфічно. Мозкова капсула вкорочена і заокруглена. Верхньощелепні, передщелепні кістки і леміш сильно видовжені й утворюють рострум. Для ВКП зубатих китів характерною є участь, крім типових структур, великих крилоподібних кісток [8]. Під час дослідження ВКП молодого особини дельфіна азовки (*Phocoena phocoena*) ми встановили, що у будові його ВКП бере участь леміш у вигляді невеликої ромбовидної вставки (рис. 3).

Carnivora. У досліджених представників ряду ВКП за формою і конструкцією подібне до піднебіння комахоїдних. Відхилення від типового маммального типу організації ВКП було виявлено лише у новонароджених і молодих особин тигра (*Panthera tigris*) [26]. У досліджених особин цього виду ВКП утворено відповідними відростками верхньощелепної, піднебінної і передщелепної кісток. Крім цього, у його формуванні, як і в описаних вище видів *Vespertilionidae*, бере участь леміш. З віком відростки верхньощелепної і піднебінної кісток зростаються по середній лінії і покривають вентрально ромбовидну вставку лемеша (подібна ситуація спостерігається у *Eptesicus serotinus*).

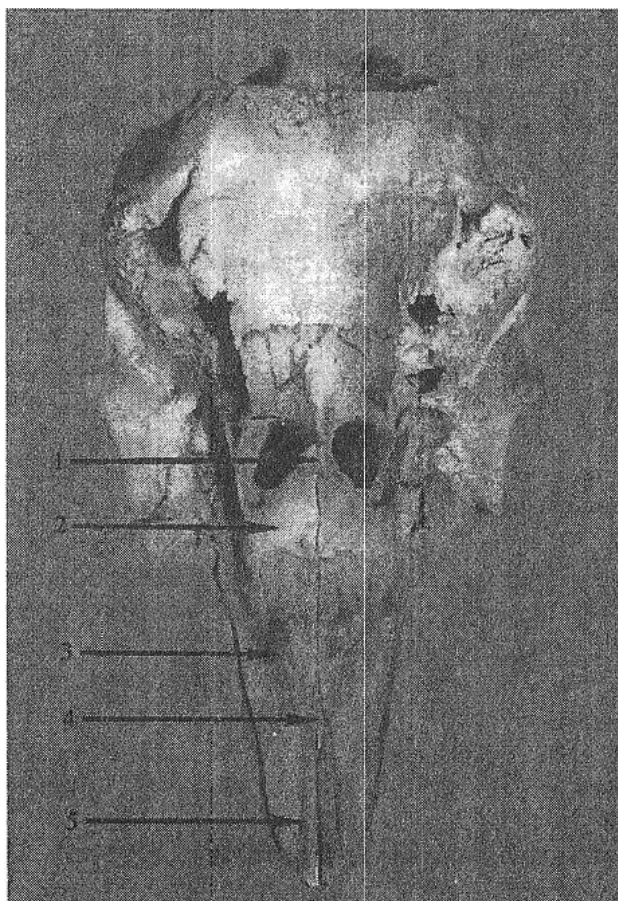


Рис. 3. Череп морської свині (*Phocoena phocoena*), вигляд з вентральної поверхні:
 1 – крилоподібна кістка; 2- піднебінна кістка; 3 – піднебінний відросток верхньощелепної кістки; 4 – леміш;
 5 – піднебінний відросток передщелепної кістки

Artiodactyla. Серед інших досліджених груп тварин особливу увагу звертають на себе дослідження представників ряду Artiodactyla, серед яких виявлено ще один тип конструкції ВКП, хоча у загальних рисах воно схоже з гомологічними утвореннями інших ссавців.

Найбільш характерні особливості наступні: задній край ВКП чітко позначений і не виступає за аборальний край зубного ряду; серединний шип відсутній; крилоподібний відросток піднебінної кістки добре розвинутий; до внутрішньої (хоанної) поверхні останнього прилягає крилоподібна кістка, що закінчується невеликим hamulus pterygoideus; максимальна ширина ВКП припадає на задню його частину – ділянку молярів. Загалом ВКП дорослих тварин являє собою майже прямокутну структуру, яка дещо звужується у ділянці премолярів (максимальне звуження припадає на перший премоляр). Облітерація міжкісткових швів для черепів цієї групи тварин – це відносно рідкісне явище і спостерігається лише у дуже старих особин. Останнє і дозволило знайти і описати ще один (сьомий) раніше невідомий варіант конструкції ВКП ссавців.

Особливості такої конструкції полягають в тому, що крім сильно розвинутого піднебінного відростка верхньощелепної, відносно добре розвинутих горизонтальних пластин піднебінної, а також значно більш слабо розвинутого піднебінного відростка передщелепної кісток, у формуванні ВКП

особин розглянутих видів у вигляді ромбовидної вставки або вставки неправильної форми бере участь леміш. Вставки розташовані у зоні з'єднання задніх кінців прос. palatinus ossis praemaxillaris і переднього краю прос. palatinus ossis maxillaris [27].

Описана конструкція ВКП, поряд з уже відомими його варіантами, являє собою дещо модифікований варіант найбільш типового «маммального» типу ВКП з вкрапленням нового компонента – передньої вставки лемеша (у представників Cervidae, Bovidae).

Подібність конструкції ВКП з описаною в оленів можна знайти серед деяких викопних і рецентних рептилій [1, 4, 7], хоча спочатку вказівка на участь лемеша у формуванні ВКП деяких груп теріодонтів [5] і підлягала оскарженню [6].

Причина появи вставки лемеша саме в передній частині ВКП (у ділянці різцевих отворів) обумовлена своєрідною топографією кісток основи лицьового черепа у більшості Artiodactyla (рис. 4). Найбільш специфічним для цієї групи ссавців є саме нетипова будова і розташування лемеша, який має вигляд широкої, косо поставленої пластини за формою близької до паралелограма (у представників інших рядів ссавців, зокрема Insectivora, Carnivora, він має вигляд жолобоподібної кісткової пластинки, вклинюючись між вентральним краєм носової перегородки і дорсальною поверхнею ВКП, розташованими в безпосередній близькості один до одного).

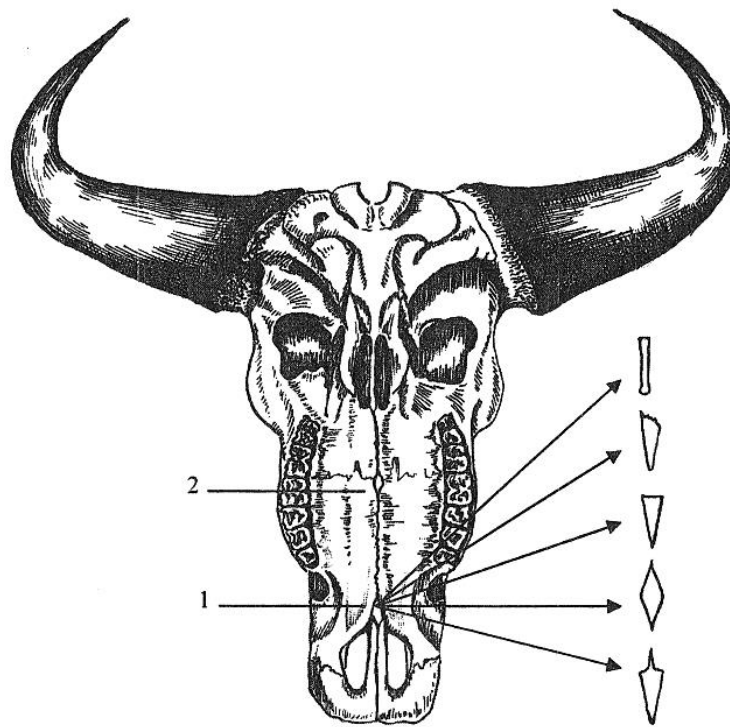


Рис. 4. Череп африканського буйвола (*Bubalus caffer*), вигляд з вентральної поверхні: 1 – передня вставка лемеша (стрілками показані виявлені форми); 2 – середня вставка лемеша

Передня частина його нижнього краю з'єднується з відростками лише передщелепної і верхньощелепної кісток і, як правило, не доходить до шва між горизонтальною пластиною піднебінної і піднебінним відростком верхньощелепної кісток. Така топографія передньої частини лемеша передбачає можливість його виходу на вентральну поверхню ВКП у разі недорозвитку піднебінних відростків передщелепної кістки, або випереджаючого розвитку оральної частини лемеша у період ембріонального формування конструкції загалом.

Rodentia. Cricetidae. У функціональному відношенні дуже цікавою видається організація структури ВКП у нижчих хом'якоподібних [28].

Група Cricetidae відрізняється широким спектром трофічних спеціалізацій. Аналіз показує, що у 46 % видів нижчих хом'якоподібних ВКП закінчується на рівні останнього моляра, у 6 % – на рівні заднього краю зубного ряду і у 48 % – дещо аборальніше заднього краю зубного ряду. Прямої залежності між трофічною спеціалізацією тварин і довжиною його ВКП не спостерігається, хоча певна тенденція в цьому відношенні проглядається. Так, серед тварин, у яких ВКП закінчується на рівні заднього краю зубного ряду, 50 % харчуються рослинною їжею (плодами, листям і м'якими частинами рослин), 50 % – всеїдні (насіння, безхребетні, комахи, гризуни). Серед тварин, у яких ВКП закінчується на рівні останнього моляра, 80 % харчуються рослинною їжею (вегетативні частини рослин, насіння, плоди, коріння) і лише 20 % – це всеїдні (вегетативні частини рослин і комахи), причому у останньої групи нижчих хом'якоподібних (всеїдні) у їхньому раціоні переважають вегетативні

частини рослин і лише в якості додаткових компонентів – комахи. Тому відсутність прямої залежності між довжиною ВКП і трофічною спеціалізацією у розглянутій групі тварин можна спробувати пояснити відносно недавньою трофічною дивергенцією видів.

Серед нижчих хом'якоподібних, у яких ВКП закінчується аборальніше заднього краю зубного ряду, 37,5 % всеїдні (вегетативні частини рослин, риба, насіння, комахи, інші тварини), 25 % – вживають тільки тваринну їжу (комахи, водні тварини – від безхребетних до риб), 37,5 % – вживають тільки рослинну їжу (насіння, вегетативні частини рослин, плоди, кореневища), тобто більше 60 % тварин цієї групи в тій чи іншій мірі харчуються їжею тваринного походження. Звідси проглядається певна закономірність: тваринам, що живляться переважно м'якими частинами рослин, притаманне максимально вкорочене і навіть, у деякій мірі, редуковане ВКП; у тварин, які вживають їжу тваринного походження, ВКП закінчується на рівні або дещо аборальніше заднього краю зубного ряду. За своєю конструкцією ВКП Cricetidae належить до типу, який найчастіше трапляється серед ссавців, тобто воно утворене відповідними відростками передщелепної, верхньощелепної і піднебінної кісток. Головною особливістю ВКП нижчих хом'якоподібних є збільшення часткової участі у його формуванні передщелепної, зменшення верхньощелепної і піднебінної кісток.

Описані для Cricetidae особливості будови ВКП чітко проглядаються і у Lagomorpha. У пищух і зайців ВКП закінчується в ділянці першого премоляра, тобто висунуто ще більш орально, ніж у

нижчих хом'якоподібних, тому й розташоване у вигляді поперечної пластинки у межах щічних зубів. У Ochotonidae більше половини ВКП займають піднебінні кістки, а у Leporidae – головним чином відростки верхньощелепних кісток. У обох груп тварин, як і у нижчих хом'якоподібних, передщелепна кістка складає значну частину ВКП.

Водночас у сумчастих, комахоїдних і рукокрилих не простежується корелятивної залежності між структурою ВКП і трофічною спеціалізацією представників цих рядів, як це встановлено Флеровим (1969) для Monotremata, Mungtrophagidae, Cetacea, Orycteropidae і Manidae. Види, досліджені Флеровим, хоча і належать до різних таксонів, мають ряд особливостей: подібність трофічних спеціалізацій, відсутність зубів (за рідкісним винятком), одночасне здійснення процесу ковтання їжі і акту дихання, подовженість ВКП. Тут помітні і певні кореляції. Зокрема, відсутність зубів і проковтування їжі без жувальних рухів супроводжується подовженим ВКП; наявність зубів і проковтування їжі після її розділення і формування харчової грудки супроводжується укороченим ВКП. Таким чином, викладений матеріал підтверджує припущення Ю. Орлова (1950) про залежність будови ВКП хребетних, і насамперед ссавців, від трофічної спеціалізації і біомеханічних особливостей організації жувального апарату, про незалежне формування схожих типів конструкції ВКП у представників різних таксонів (плазуни і ссавці), про вікову мінливість конструкції ВКП.

У результаті проведеного аналізу власних і літературних даних можна говорити про 14 варіантів у будові ВКП ссавців:

1) ВКП сформовано відповідними відростками передщелепної (proc. palatinus ossis praemaxillaris), верхньощелепної (proc. palatinus ossis maxillaris) і піднебінної (lamina horizontalis ossis palatinus) кісток (у більшості ссавців; класичний варіант будови ВКП, типово «маммальний»);

2) у будові ВКП, крім перерахованих вище кісток, бере участь леміш у зоні сходження піднебінних відростків верхньощелепної і горизонтальної пластини піднебінної кісток – середня вставка (Tachyglossus);

3) крім відповідних відростків двох (із трьох основних) кісток, які формують ВКП (maxillare, palatinum) у його утворенні бере участь передлеміш (praevomer), що зумовлено відсутністю передщелепної кістки (Ornithorhynchus);

4) крім відповідних структур верхньощелепної, піднебінної кісток та перелемеша, у формуванні ВКП бере участь леміш у вигляді ромбовидної вставки у зоні сходження піднебінних відростків верхньощелепної і горизонтальної пластини піднебінної кісток (молоді особини (Ornithorhynchus));

5) ВКП сформоване відповідними відростками лише maxillare і palatinum (деякі Chiroptera, насамперед Vespertilionidae);

6) крім відповідних відростків maxillare і palatinum, у формуванні ВКП бере участь леміш (середня вставка, деякі Vespertilionidae);

7) ВКП утворено, головним чином, горизонтальною пластиною піднебінної кістки і лише в передній частині у його формуванні бере участь відносно великий піднебінний відросток передщелепної кістки (Desmodontidae);

8) крім основних кісток (верхньощелепна, передщелепна і піднебінна) до складу ВКП входить крилоподібна кістка (Edentata, Cetacea);

9) крім перерахованих у ВКП китоподібних чотирьох основних кісток, у його формуванні бере участь леміш у вигляді вставки в зоні сходження піднебінних відростків верхньощелепної і передщелепної кісток (*Stenella attenuate*, *Stenella longirostris*, *Phocoena phocoena*);

10) крім чотирьох основних у ВКП китоподібних кісток, у його формуванні бере участь леміш у вигляді вставки протягом усієї зони сходження піднебінних відростків верхньощелепної кістки (кашалот *Physeter macrocephalus*);

11) крім трьох основних для ВКП ссавців кісток у формуванні ВКП бере участь леміш у вигляді вставки у середній його частині (сірий *Eschrichtius robustus*, голубий *Balaenoptera musculus*, горбатий *Megaptera novaeae gliae* кити), за відсутності лемеша ВКП на всьому своєму протязі було б незамкнутим;

12) крім трьох основних кісток, у формуванні ВКП бере участь леміш у вигляді двох вставок – у середині сходження передніх піднебінних відростків верхньощелепних кісток та в зоні сходження передніх країв горизонтальних пластин піднебінних кісток і піднебінних відростків верхньощелепних кісток (південний кит *Eubalaena australis*, за рисунками В. Є. Соколова);

13) крім відповідних відростків трьох основних кісток ВКП, у його формуванні бере участь леміш у вигляді передньої вставки – між maxillare і praemaxillare (Artiodactyla: *Capreolus capreolus* L., *Cervus dama* L., *Cervus elaphus* L., *Cervus nippon* T., *Rangifer tarandus* L., *Cervus axis* L., *Bison bison* L., *Watusi*, *Bos mutus* Pr., *Boselaphus tragocamelus* P., *Bubalus caffer*, *Hippotragus equinus* D. – наші дані);

14) ВКП сформовано відповідними відростками верхньощелепної, передщелепної і піднебінної кісток; при цьому в його будові бере участь леміш у вигляді двох вставок одночасно – передньої і задньої, остання розміщена між горизонтальними пластинами піднебінних кісток, ближче до їхнього каудального краю (*Bubalus caffer*, наші дані).

Не виключено, що існують і інші варіанти будови ВКП і вони можуть бути описані найближчим часом. Звертаємо увагу, що дефінітивний матеріал для цих цілей малоінформативний.

ВИСНОВКИ

Утримуючись від філогенетичного трактування описаної різноманітності конструкції ВКП Mammalia, вважаємо за можливе висловити наступне.

Уявлення про «монотонність» і «консервативність» конструкції ВКП ссавців досить відносне. Швидше за все, ця структура не вивчена остаточно, а її філогенетична інформативність не вичерпана.

Участь лемеша у формуванні ВКП веде до витоків походження Mammalia. Серед теріоморфних рептилій є значна кількість представників, у яких леміш в тому чи іншому вигляді бере участь у формуванні ВКП. Серед сучасних ссавців таких небагато, однак це може бути наслідком неповноти інформації.

Складається враження, що леміш бере участь у формуванні ВКП насамперед при недорозвиненості верхньощелепної і піднебінної кісток. Цим підтверджується висловлене нами припущення про компенсаторну роль лемеша при поділі носової і ротової порожнини і зміцненні щелепного апарату.

Розглянуті матеріали, і зокрема залежність будови ВКП від трофічної спеціалізації, на нашу думку, свідчать на користь концепції Орлова (1950) про роль механічної функції у формуванні твердого піднебіння.

У класі Mammalia зберігається весь спектр елементів, притаманних піднебінню плазунів і майже всі варіанти будови вторинного кісткового піднебіння. Це дає змогу стверджувати, що ВКП ссавців успадковане від теріоморфних плазунів.

ЛІТЕРАТУРА

1. Romer, A. S. The osteology of Reptiles. - Chicago: Univ Chicago Press, 1956. 722p.
2. Шмальгаузен, И. И. Основы сравнительной анатомии позвоночных животных. Советская наука: Москва, 1947. 540 с.
3. Kuhn, O. Saugtierähnliche Reptilien (Therapsiden). Die neue Brehm-Bucherei. Wittenberg, Lutherstadt: Ziemsen, 1970. 80 s.
4. Татаринев, Л. П. Морфологическая эволюция териодонтов и общие вопросы филогенетики. Издательство Наука: Москва, 1976. 256 с.
5. Broom, R. L. On the palate, occiput, and hind foot of Bauria synops Broom. *Amer. Mus. Novitat.* 1937. - 946. p 1-6.
6. Crompton, A.W. On the dentition and tooth replacement in two bauriamorph reptiles *Ann. South Afric Mus.* 1962. 46. p 231-255.
7. Romer, A. S. Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere. Hamburg, Berlin: P.Parey, 1959. 449 s.
8. Флеров, К. К. Некоторые адаптивные изменения костного нёба и хоаны у млекопитающих. *Бюллетень МОИП, Отделение биологии.* 1969. Т. 74, Вып 5. с 21-27.
9. Ковтун, М. Ф.; Лихотоп, Р. И. О строении вторичного костного нёба у рукокрылых. *Вестник зоологии.* 1987. 5. С. 58-60.
10. Gaupp, E. Ueber allgemeine und spezielle Fragen aus der Lehre vom Kopfskelett der Wirbeltiere. *Verh. Anat. Ges.* 1906. s. 21-68.
11. Ковтун, М. Ф.; Лихотоп, Р. И. Сравнительный анализ вторичного костного нёба некоторых млекопитающих. *Зоологический журнал.* 1991. 70, Вып. 10. с 104 - 113.
12. Білецька, М. Г.; Ковтун, М. Ф.; Лихотоп, Р. Й.; Треус, М. Ю. Морфофункціональні особливості будови вторинного кісткового піднебіння у деяких кенгурових (Marsupialia Macropodidae). *Вісник Білоцерківського аграрного університету. Морфологія – практичній ветеринарії та медицині: наукові статті Міжнар.наук.-виробн.конф., присв. пам'яті проф. П.О. Ковальського.* Біла Церква. 1998. Вип.6 (ч.2). с 5-9.
13. Madkour, G. Skull osteology in Some species of bats from Egypt. *Lynx (Praha).* 1982. N 21. p 97-109.
14. Maisonneuve, P. Osteologie et Myologie du Vespertilio murinus. Paris: Octave doin, Editeur, 1878. 325.
15. Miller, G. S. The familia and genera of bats, *United Stat. Nat. Mus., Bull.* Washington. 1907. 57. p 1-282.
16. Білецька, М. Г.; Ковтун, М. Ф.; Лихотоп, Р. Й. Піднебінно-носний комплекс ссавців (порівняльна анатомія, ембріологія, еволюція). РВВ «Вежа» Волин.держ.ун-ту імені Лесі Українки: Луцьк, 2006. 172.
17. Jurgens, J. D. Contributions of the descriptive and comparative anatomy of the cranium of the cape fruit-bat Roussettus aegyptiacus Leachi Smith, *Ann. Univ. Stell.* Ser. A. 1963. 38, N 1. p 3-37
18. Ковтун, М. Ф. Строение и эволюция органов локомоции рукокрылых. Киев: Наукова думка. 1984. 304.
19. Лихотоп, Р. И. Эмбриональное развитие черепа рыжей вечерницы (Nyctalus noctula): *Автореф. дисс. канд. биол. наук.* - К., 1989. 25.
20. Ferguson, M. W.; Westergaard, B. Developmental mechanisms in secondary palate formation: from reptile to mammal. *1-st World Congr. Herpetol. Canterbury,* 11-19 Sept. 1989: Abstr. - Canterbury, 1989.
21. Ковтун, М. Ф.; Лихотоп, Р. И. Особенности строения вторичного костного нёба у Desmodus rotundus (Mammalia: Chiroptera). *Зоологический журнал.* 1994. Т. 73. Вып. 3. С. 92-97.
22. Ito S.; Winchester F. J. 1963. The fine structure of the gastric mucosa in the bat, *Cell. Biol.* 1963. N16. p 541-576.
23. Vaughan, T. A. The skeletal system//Biology of bats. New York; London, 1970. Val. 1. p 98-138.
24. Орлов, Ю. А. О некоторых вопросах биомеханики черепа. *Зоологический журнал* 1950. Т. 29. Вып. 3. с 350 - 353.
25. Лотош, Е. А. Экспериментальный анализ развития вторичного нёба у эмбрионов мышей: Автореф. дисс канд. биол. наук. Л., 1996. с 1-24.
26. Білецька, М. Г. Лихотоп, Р. Й. Особливості будови вторинного кісткового піднебіння у новонароджених особин тигра. *Матеріали ХLI наук. конф. проф.-викл. складу і студ. Волинського держ.ун-ту імені Лесі Українки.* Ч. III. «Вежа» Волин.держ.ун-ту імені Лесі Українки: Луцьк, 1995. с 39.
27. Білецька, М. Г. Особливості будови вторинного кісткового піднебіння у парнокопитних. *Вестник зоологии.* 1997. Т.3. Вип.31. с 54-59.
28. Воронцов, Н. Н. Низшие хоямякообразные (Cricetidae) мировой фауны. *Фауна СССР. Млекопитающие. Ч. 1. Морфология и экология.* Л.: Наука, 1982. - Т. 3, вып. 6. 451 с.