АНОТАЦІЯ

Давиденко С. В. Морфологічні адаптації китів-археоцетів при переході від напівводного до водного способу життя. – Кваліфікаційна наукова праця на правах рукопису.

Дисертація на здобуття наукового ступеня доктора філософії за спеціальністю 091 – «Біологія». Інститут зоології імені І. І. Шмальгаузена НАН України, Київ, 2022.

Дисертаційна робота присвячена виявленню закономірностей еволюції, морфологічних та, зокрема, мікроанатомічних особливостей будови посткраніального скелета напівводних (Protocetidae) та ранніх повністю водних китоподібних (Pelagiceti), а також встановленню та уточненню філогенетичних зв'язків між ними. Численні морфологічні та гістологічні дані щодо вимерлих китоподібних еоцену - геологічної епохи, під час якої виникли перші повністю водні форми китоподібних, поступово накопичувались з XIX століття і до тепер. Цей масив даних потребує узагальнення, систематизації, та, у деяких випадках, таксономічної ревізії із застосуванням сучасних філогенетичних методів. Перелічені принципи слугують для здійснення мети дослідження – виокремлення найбільш важливих ознак та етапів, що супроводжували перехід китоподібних від напівводного до водного способу життя.

Дослідження проведене на матеріалах колекцій наукових установ та музеїв України, Грузії, Німеччини, Перу, США, Швеції. Частина екземплярів зібрана особисто автором. Разом проаналізовано 40 екземплярів китоподібних, що належать до родин Protocetidae, Basilosauridae, груп вусатих (Mysticeti) та зубатих (Odontoceti) китів, а також таксонів нез'ясованого статусу. Досліджені представники китоподібних походять з геологічних епох еоцену (середній еоцен – лютет, бартон; пізній еоцен – приабон), олігоцену та міоцену. Для порівняння також використано скелети сучасних представників китоподібних. Методи дослідження включають вимірювання кісток, тривимірне сканування поверхні, аналіз даних методами традиційної та геометричної морфометрії, дослідження внутрішньої будови методом комп'ютерної томографії, виготовлення

палеогістологічних препаратів та їх дослідження у природному і поляризованому світлі. Аналіз морфометричних даних виконано за допомогою програм PAST 4.09, MorphoJ 1.07a та Microsoft Excel. Філогенетичний аналіз здійснено за доповненою новими ознаками та таксонами матрицею у програмі TNT 1.3.

В ході дослідження елементів всіх відділів хребта ранніх китоподібних виявлено низку анатомічних перебудов, що супроводжували перехід до повністю водного способу життя та подальшу диверсифікацію ранніх Pelagiceti. На прикладі представника ранніх Basilosauridae, китоподібного GMTSNUK 2638, показано, що еволюція сплощення тіл шийних хребців відбувалась паралельно у різних групах повністю водних китів. Запропонована нова гіпотеза щодо еволюційних змін формули хребта, яка є характерною для ранніх Pelagiceti. Поперековий відділ цих груп китоподібних збільшився за рахунок включення до його складу останнього грудного та трьох передніх крижових хребців, набувши таким чином наступного вигляду: C7T12L10CA21. Ця формула хребта була успадкована ранніми Neoceti, натомість пізні Basilosauridae мають збільшену кількість грудних і поперекових (гомологічних крижовим) хребців. При переході до повністю водного способу життя змінюється характер видовження хребців у каудальному напрямку: від рівномірного (висхідна крива) у Protocetidae до стрімкого (сигмоїдальна крива) у Pelagiceti. Оцінено розмір тіла деяких китоподібних, відомих за фрагментарними знахідками – для ранніх базилозаврид лютету – початку приабону (42 – 37 млн років тому) (MUSM 1443, *Basilotritus wardii*) довжина тіла не перевищує 6 метрів, однак у бартоні з’являються гігантські представники (12-13 м). Гігантських розмірів також сягав пізньоеоценовий кит *incertae sedis* (GMTSNUK 2638) – його довжина оцінюється в понад 10 метрів. Таким чином, були визначені декілька морфотипів посткраніального скелета, які виникли після переходу китоподібних до повністю водного способу життя: базилозавриди з пахіостеосклеротичним скелетом та плезіоморфною кількістю хребців, базилозавриди з остеосклеротичним скелетом та збільшеною кількістю хребців, а також пізньоеоценовий кит *incertae sedis*, що мав гігантські розміри та остеопоротичний скелет.

Морфометричний аналіз плечових кісток ранніх Pelagiceti показав, що кістки ранніх Mysticeti та Odontoceti схожі між собою та з предковою (базилозавридною) формою, однак пізніше протягом еволюційного розвитку набувають різної форми внаслідок збільшення відносних розмірів епіфізів, зменшення дельтапекторального гребеня. Вусаті та зубаті кити конвергентно набувають однакової будови дистального епіфіза. Виявлено та описано екземпляри тазових кісток ранніх Basilosauridae. Показано, що для них характерна наявність редукованої зчленівної поверхні клубової кістки. Проведено порівняльно-морфологічний аналіз декількох екземплярів гомілкових кісток еоценових китоподібних, що показав проміжний ступінь редукції з можливим збереженням деякого функціонального навантаження при водній локомоції у ранньої базилозавриди *“Platyosphys” paulsonii* та анатомічні перебудови, що свідчать про активну роль при плаванні у NMNP CS26-28 (Pelagiceti *incertae sedis*).

Аналіз віртуальних зрізів елементів посткраніального скелета декількох екземплярів ранніх базилозаврид *Basilotritus* sp. показав, що найбільш масивні елементи скелета, які мають потовщений шар кортикальної кісткової тканини, розміщено у дорзальній (задні грудні та поперекові хребці) та вентральній (дистальні потовщення ребер, грудинні ребра, тазові кістки тощо) ділянках скелета. Припущене застосування такого розподілу ваги при маневруванні під час водної локомоції. Дослідження гістологічної структури зрізів хребців та ребер виявило різницю в будові цих кісток: зовнішня компактна кісткова тканина хребців розмежована концентричними каналами, в той час як компактна кісткова тканина ребер розділена на шари лініями зупинки росту. Численні порожнини резорбції у різних посткраніальних кістках можуть бути свідченням про функцію скелета як джерела поживних речовин протягом постнатального онтогенезу.

Філогенетичний аналіз дозволив уточнити положення на дереві деяких таксонів ранніх базилозаврид (*Basilotritus* sp., GMTSNUK 2638). Ці китоподібні близько споріднені з великою кладою, що об’єднує китів сучасного типу, Neoceti, і сестринську до них гілку, до якої належать Kekenodontidae. Ця група має

спільного предка з іншими базилозавридами, розділення з якими відбулось відразу після виникнення Pelagiceti.

Наукова новизна роботи полягає в отриманні комплексного уявлення про перебудови посткраніального скелета ранніх китоподібних, що відбувались при переході до повністю водного способу життя та супроводжувались появою низки морфотипів. На основі порівняння та співставлення низки представників Protocetidae та Pelagiceti запропоновано нову схему трансформацій хребта китоподібних, які супроводжували зміну середовища існування. За результатами ревізії та переопису повністю водного кита GMTSNUK 2638 виявлене незалежне набуття сплощеної будови шийних хребців у різних груп Pelagiceti. Вперше описано елементи скелета кінцівок та їх поясів у *Basilotritus* sp. та раніше невідомої, повністю водної форми, що використовувала тазові кінцівки для водної локомоції. Вперше запропонована модель розподілу маси в скелеті *Basilotritus* sp. на основі аналізу внутрішньої структури елементів посткраніального скелета. Була виявлена варіативність типів кісткової тканини в пахіостеосклеротичних кістках різних віддлів посткраніального скелета. За допомогою філогенетичного аналізу виявлено спорідненість ряду еоценових Pelagiceti, відомих як ранні базилозавриди, та ранніх форм вусатих та зубатих китів, а також уточнене філогенетичне положення проблемного таксону *Eocetus*.

Практична цінність роботи полягає в тому, що її результати можуть бути використані для створення нових та вдосконалення існуючих методик визначення фрагментарних решток ранніх китоподібних, розроблення біомеханічних моделей різних типів водної локомоції вторинноводних тетрапод. В ході роботи над філогенетичним аналізом виявлено нові важливі анатомічні ознаки, що можуть бути використані при визначенні таксономічного положення нових екземплярів китоподібних. Проведена ревізія та визначення матеріалів музейних фондів, що матиме вплив на упорядкування колекцій та подальше їх використання з освітньою та науковою метою. Матеріали роботи можуть бути використані під час викладання таких навчальних курсів як «Палеозоологія», «Еволюційна морфологія», «Основи філогенії тварин» тощо. Матеріал, зібраний автором, ліг в

основу палеонтологічної колекції відділу еволюційної морфології Інституту зоології ім. І. І. Шмальгаузена НАН України та поповнив колекцію Національного науково-природничого музею НАН України.

Ключові слова: китоподібні, еволюція, морфологія, систематика, філогенія, локомоція, палеогістологія, мікроанатомія, геометрична морфометрія, еоцен.

ANNOTATION

Davydenko S. V. Morphological adaptations in archaeocete whales in the transition from semi-aquatic to fully aquatic life style. – Qualifying scientific work printed as a manuscript.

The dissertation for a scientific degree of the doctor of philosophy on a specialty 091 – «Biology». I. I. Schmalhausen Institute of Zoology, National Academy of Sciences of Ukraine, Kyiv, 2022.

The dissertation is focused on uncovering patterns of evolution, gross morphological and microanatomical features of the postcranial skeleton of semi-aquatic (Protocetidae) and early fully aquatic cetaceans (Pelagiceti), as well as finding and clarifying phylogenetic relationships between them. Numerous morphological and histological data on extinct cetaceans of the Eocene, the geological epoch during which the first completely aquatic forms of cetaceans appeared, have been gradually accumulated since the 19th century. This bulk of data needs generalization, systematization, and, in some cases, taxonomic revision using modern phylogenetic methods. These principles were used to achieve the aim of the research: to highlight the most important features and stages that accompanied the transition of cetaceans from semi-aquatic to an aquatic lifestyle.

The research was conducted on materials from the collections of scientific institutions and museums of Ukraine, Georgia, Germany, Peru, USA, and Sweden. Some specimens were collected personally by the author. A total of 40 specimens of cetaceans belonging to the families Protocetidae, Basilosauridae, groups of baleen (Mysticeti) and toothed (Odontoceti) whales, as well as taxa of unknown status, were analyzed. The studied cetaceans originate from the geological epochs of the Eocene (Middle Eocene - Lutetian, Bartonian; Late Eocene - Priabonian), Oligocene and Miocene. Skeletons of modern cetaceans were also used for comparison. Research methods include bone measurements, three-dimensional surface scanning, data analysis using traditional and geometric morphometric methods, computer tomography of the internal structure, preparation of paleohistological thin sections and their examination in natural and polarized light. Analysis of morphometric data was performed using PAST

4.09, MorphoJ 1.07a and Microsoft Excel software. The phylogenetic analysis was perfprmed using the matrix supplemented with new characters and taxa in the TNT 1.1 software.

During the study of the elements of all parts of the spine of early cetaceans, several anatomical rearrangements were discovered, which accompanied the transition to a fully aquatic lifestyle and the subsequent diversification of early Pelagiceti. Based on the example of a representative of the early Basilosauridae, the cetacean GMTSNUK 2638, it is shown that the evolution of the flattening of the centra of the cervical vertebrae occurred in parallel in different groups of fully aquatic whales. A new hypothesis is proposed for evolutionary changes in the vertebral formula that is characteristic of early Pelagiceti. The lumbar region of these cetacean groups increased due to the inclusion of the last thoracic and three anterior sacral vertebrae, thus acquiring the following appearance: C7T12L10CA21. This vertebral formula was inherited by early Neoceti, meanwhile crown Basilosauridae have an increased number of thoracic and lumbar (homologous to the sacrum) vertebrae. During transition to a fully aquatic lifestyle, the pattern of the elongation of the vertebrae in the caudal direction changes from a uniform (ascending) curve in Protocetidae to a steep (sigmoidal) curve in Pelagiceti. The body size of some cetaceans, known from fragmentary finds, was estimated; for early basilosaurids which lived since Lutetian to the beginning of the Priabonian (42 - 37 million years ago) (MUSM 1443, *Basilotritus wardii*) the body length did not exceed 6 meters, and gigantic basilosaurids (12 -13 m) arose in the Bartonian. The late Eocene cetacean *incertae sedis* (GMTSNUK 2638) also reached gigantic size, and its length is estimated at more than 10 meters. Thus, several morphotypes of the postcranial skeleton were identified, which arose after the transition of cetaceans to a fully aquatic lifestyle: basilosaurids with a pachyosteosclerotic skeleton and a plesiomorphic number of vertebrae, basilosaurids with an osteosclerotic skeleton and an increased number of vertebrae, and late Eocene cetacean *incertae sedis*, which had gigantic size and an osteoporotic skeleton.

Morphometric analysis of the humerus of the early Pelagiceti showed that the humeri of the early Mysticeti and Odontoceti are similar to each other and to the

ancestral (basilosaurid) shape, but later in the course of evolutionary development they acquired different shapes due to the increase in the relative size of the epiphyses and the reduction of the deltapectoral crest. Baleen and toothed whales convergently acquired the same structure of the distal epiphysis. Pelvic bones of early Basilosauridae have been identified and described. It is shown that they are characterized by the presence of a reduced articular surface of the ilium. A comparative morphological analysis of several specimens of the tibia of Eocene cetaceans showed an intermediate degree of reduction with possible preservation of some functional load during aquatic locomotion in the early basilosaurid *"Platyosphys" paulsonii* and anatomical rearrangements that indicate an active role in swimming in NMNP CS26-28 (Pelagiceti *incertae sedis*).

Analysis of virtual sections of elements of the postcranial skeleton of several specimens of early basilosaurids *Basilotritus* sp. showed that the most massive elements of the skeleton, which have a thickened layer of cortical bone tissue, are located in the dorsal (posterior thoracic and lumbar vertebrae) and ventral (distal rib thickenings, sternal ribs, pelvic bones, etc.) regions of the skeleton. The function of such weight distribution during maneuvering during water locomotion is assumed. The study of the histological structure of sections of vertebrae and ribs uncovered a difference in the structure of these bones: the external compact bone tissue of the vertebrae is demarcated by concentric channels, while the compact bone tissue of the ribs is divided into layers by lines of arrested growth. Numerous resorption cavities in various postcranial bones suggest the function of the skeleton as a source of nutrients during postnatal ontogeny.

Phylogenetic analysis clarified the position on the tree of some taxa of early basilosaurids (Basilotritus sp., GMTSNUK 2638). These cetaceans are closely related to the large clade that includes the modern cetaceans, Neoceti, and their sister clade to which Kekenodontidae belong. This group shares a common ancestor with other basilosaurids, the split from which occurred immediately after Pelagiceti.

The scientific novelty of the study consists in obtaining a comprehensive view of the postcranial skeleton reconstructions of early cetaceans, which occurred during the transition to a fully aquatic lifestyle and were accompanied by arising of several morphotypes. On the basis of comparison of Protocetidae and Pelagiceti, a new scheme

of transformations of the spine of cetaceans, which accompanied the change of habitat, is proposed. According to the results of the revision and redescription of a fully aquatic whale GMTSNUK 2638, the independent acquisition of the flattened structure of the cervical vertebrae in different groups of Pelagiceti was found. For the first time, the elements of the limb skeleton and their girdles were described in *Basilotritus* sp. and a previously unknown, fully aquatic form that used pelvic limbs for aquatic locomotion. For the first time, a model of mass distribution in the skeleton of *Basilotritus* sp. was proposed. based on the analysis of the internal structure of the elements of the postcranial skeleton. Variability of bone tissue types in pachyosteosclerotic bones of different divisions of the postcranial skeleton was revealed. Phylogenetic analysis discovered the relationship of several Eocene forms of Pelagiceti, known as early basilosaurids, and early forms of baleen and toothed whales, and clarified the phylogenetic position of the problematic taxon *Eocetus*.

The practical value of the study is in the fact that its results can be used to create new and improve existing methods for identifying fragmentary remains of early cetaceans, developing biomechanical models of various types of aquatic locomotion of secondary aquatic tetrapods. During phylogenetic analysis, new important anatomical features were discovered, which can be used in determining the taxonomic position of new specimens of cetaceans. Revision and identification of the materials of the museum funds were conducted which will have an impact on the arrangement of the collections and their further use for educational and scientific purposes. The materials of the dissertation can be used during the teaching of such educational courses as "Paleozoology", "Evolutionary morphology", "Fundamentals of animal phylogeny", etc. The material, found by the author, formed the basis of the paleontological collection for the evolutionary morphology department of the I. I. Schmalhausen Institute of Zoology, National Academy of Sciences of Ukraine and contributions to the collection of the Paleontological Museum of the National Museum of Natural History of the National Academy of Sciences of Ukraine.

Key words: Cetacea, evolution, morphology, taxonomy, phylogeny, locomotion, paleohistology, microanatomy, geometric morphometry, Eocene.

Список публікацій здобувача, в яких опубліковані основні наукові результати дисертації

У виданнях, які включені до міжнародних наукометричних баз даних:

1. **Davydenko, S**., Laime, M.J. and Gol'din, P. (2018) 'The earliest record of a marine mammal (Cetacea: Basilosauridae) from the Eocene of Amazonia', *Journal of Vertebrate Paleontology*, 38(6), pp. 1–5. Available at: https://doi.org/10.1080/02724634.2018.1549060. (*особистий внесок: аналіз літературних джерел, інтерпретація результатів, морфологічний опис, написання статті*).

2. **Davydenko, S**., Mörs, T. and Gol'din, P. (2021) 'A small whale reveals diversity of the Eocene cetacean fauna of Antarctica', *Antarctic Science*, 33(1), pp. 81–88. Available at: https://doi.org/10.1017/S0954102020000516. (*особистий внесок: аналіз літературних джерел, інтерпретація результатів, морфологічний опис, написання статті*).

3. **Davydenko, S**. *et al.* (2021) 'A Giant Eocene Whale from Ukraine Uncovers Early Cetacean Adaptations to the Fully Aquatic Life', *Evolutionary Biology*, 48(1), pp. 67–80. Available at: https://doi.org/10.1007/s11692-020-09524-8. (*особистий внесок: камеральна обробка, участь у відборі проб порід, філогенетичний аналіз, аналіз літературних джерел, інтерпретація результатів, морфологічний опис, написання статті*).

Публікації, які засвідчують апробацію результатів дисертації

4. **Давиденко С. В.** Особливості морфології, гістології скелета та стратиграфії *Platyosphys einori* Gritsenko, 2001 — викопного китоподібного з палеогенових відкладів Пирогівського кар'єру (м. Київ) // Тези доповідей Конференції молодих дослідників-зоологів – 2018. – Київ, 2018. – С. 23.

5. **Давиденко С. В.** Нові відомості щодо морфології скелета та часу існування палеогенового кита *Platyosphys einori* Gritsenko, 2001 // Матеріали міжнародної наукової конференції та XXXIX сесії палеонтологічного товариства НАН України – 2019. – Градизьк, 2019. – С. 75.

6. **Давиденко С. В.** Деталі морфології, внутрішньої структури та стратиграфії тазової кінцівки викопного китоподібного з еоценових відкладів (лютетський ярус) околиць с. Булгаківка (Луганська область) // Тези доповідей Конференції молодих дослідників-зоологів – 2019. – Київ, 2019. – С. 8.

7. **Давиденко С. В.**, Гольдін П. Є. Трансформації крижового відділу хребта еоценових китоподібних при переході від напівводного до повністю водного способу життя // Тези доповідей наукової конференції «Зоологія в сучасному світі: виклики XXI століття» (м. Київ, Інститут зоології НАН України, 1-3 червня 2021 р.). – Київ, 2021. – С. 20.

8. **Davydenko S.** Bone structure and weight distribution in the postcranial skeleton of the Eocene cetacean *Basilotritus* (Cetacea: Basilosauridae) // In: Abstract book of 9th International Meeting on the Secondary Adaptation of Tetrapods to Life in Water (Chile, Virtual meeting, April 19-23, 2021). – P. 55.

9. **S. Davydenko.** Reexamination of an Eocene cetacean *Eocetus schweinfurthi* (Cetacea, Protocetidae): New data on morphology, phylogeny and feeding strategy // THE Society of vertebrate paleontology. Virtual Meeting conference Program society of vertebrate paleontology November 1-5, 2021. – P. 94-95