

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



ГОЛЬДІН ПАВЛО ЄВГЕНОВИЧ

УДК 599.5:569.5:591.4:591.3

ГЕТЕРОХРОНІЇ В ЕВОЛЮЦІЇ КИТОПОДІБНИХ

03.00.08 – зоологія

Автореферат
дисертації на здобуття наукового ступеня доктора біологічних наук

Київ – 2021

Дисертацією є сукупність наукових статей за науковою тематикою
Робота виконана у відділі еволюційної морфології Інституту зоології
ім. І. І. Шмальгаузена Національної академії наук України

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

Офіційні опоненти: доктор біологічних наук, професор
Волох Анатолій Михайлович,
Таврійський державний агротехнологічний університет імені
Дмитра Моторного
професор кафедри геоекології і землеустрою

доктор географічних наук, професор
Рідуш Богдан Тарасович,
Чернівецький національний університет
імені Юрія Федьковича
професор кафедри фізичної географії, геоморфології та
палеогеографії

доктор біологічних наук, професор
Утєвський Сергій Юрійович,
Харківський національний університет
ім. В. Н. Каразіна
професор кафедри зоології та екології тварин

Захист відбудеться «06» квітня 2021 р. о 10-00 годині на засіданні спеціалізованої
вченої ради Д 26.153.01 при Інституті зоології ім. І. І. Шмальгаузена НАН України
за адресою: 01030, м. Київ-30, вул. Богдана Хмельницького, 15.

З дисертацією можна ознайомитись у бібліотеці Інститута зоології ім. І. І.
Шмальгаузена НАН України за адресою: 01030, м. Київ-30, вул. Богдана
Хмельницького, 15.

Автореферат розісланий «05» березня 2021 р.

Вчений секретар спеціалізованої
вченої ради, кандидат біологічних
наук

Ю. К. Куцоконь



ЗАГАЛЬНА ХАРАКТЕРИСТИКА РОБОТИ

Актуальність теми. Китоподібні відомі як високоспеціалізовані водні ссавці з багатьма унікальними адаптаціями до водного способу життя, серед яких – цілком нові органи (китовий вус тощо), рідкісні або унікальні особливості анатомії (відокремлення кам'янистої кістки від черепа, телескопія і кінетизм кісток черепа, асиметрія лицьового черепа, остеопороз скелета, трансформація грудних кінцівок в ласти і поліфалангія) і тенденція до редукції або втрати багатьох характерних ознак ссавців (волосяний покрив, дифіодонтна зубна система, решітчаста кістка і органи нюху, носові кістки, суглоби грудної кінцівки, тазовий пояс, задні кінцівки).

Відмінності в розмірах китоподібних досягають 3,5 порядків – в тому числі серед них є накрупніші представники тварин на Землі. В останні 50 років було відкрито понад 250 родів і описано понад 20 родин вимерлих китоподібних, що дозволило створити кілька гіпотез про філогенію китоподібних у цілому та їх основних груп. Це відкриває можливість для порівняльно-анатомічного аналізу характерних рис китоподібних у контексті їх філогенії. Значну частину цих рис можна пояснити як наслідок гетерохроній у розумінні Alberch et al. (1979), причому в китоподібних виявляється різноманітність їх проявів (Fordyce and Muizon, 2001). Зокрема, в анатомії китоподібних можна знайти приклади педоморфозу та пераморфозу (Ricqles and Buffrenil, 2001). Серед проявів педоморфозу – пов'язані зі швидкою зупинкою розвитку прогенез і гіпоморфози (редукції), а також пов'язані з уповільненням зростання ретардації («неотенія» в широкому сенсі), а з пераморфозів – гіперморфоз і геронтоморфози. В недавні роки було здійснено низку досліджень проявів гетерохроній у китоподібних, проте більшість з них були обмежені окремими групами та явищами, зокрема педоморфозом у морських свиней. Втім, актуальною проблемою є оцінка широкого спектру гетерохроній у китоподібних у цілому, включно з ранніми вимерлими формами, та їх значення в еволюції цієї групи.

Зв'язок роботи з науковими планами, програмами, темами. Дисертаційна робота 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), окремі дослідження – за грантом Міністерства культури Данії «Переопис викопного вусатого кита "*Mesocetus*" *argillarius* з пізнього міоцену формації Грам, Данія».

Мета і завдання дослідження. Метою роботи є виявити закономірності і з'ясувати значення гетерохроній в еволюції китоподібних (Cetacea). Для досягнення мети були поставлені наступні завдання:

1. Реконструювати філогенію повністю водних китоподібних (Pelagiceti) на основі морфологічних ознак і виявити групи, в яких розпочалося поширення гетерохроній у китоподібних.

2. Систематизувати відомості про прояви гетерохроній в еволюції китоподібних, виявити їх функції та закономірності.

3. Запропонувати загальні пояснення проявів гетерохроній у китоподібних.

Об'єкт дослідження: китоподібні (Cetacea)

Предмет досліджень: еволюція, морфологія, постнатальний онтогенез, гетерохронії – зокрема, педоморфози та пераморфози.

Методи дослідження. Матеріалом досліджень служили екземпляри з музейних колекцій та власні збори автора. В роботі використані таксономічний і морфологічний опис, філогенетичний аналіз на основі морфологічних ознак, класична і геометрична морфометрія, рентгенографія, комп'ютерна томографія, визначення індивідуального віку та методи статистичної обробки даних.

Наукова новизна одержаних результатів. З'ясовано філогенію повністю водних китоподібних (Pelagiceti) і систематичне положення низки ранніх форм, що дозволило виділити групу ранніх базілозаврид, від якої походять сучасні китоподібні (Neoceti); показано, що їх дивергенція відбулась у середньому еоцені. За морфологічними ознаками запропоновано філогенетичну схему для неогенових вусатих китів, що незалежно підтверджує генетичні дані, і з'ясовано походження і філогенію родини цетотеріїв (Cetotheriidae) і споріднених форм. В ході цих робіт описано нову родину і п'ять нових для науки родів. Досліджені процеси проявів педоморфозу серед груп китоподібних – зубатих, вусатих китів, а також ранніх пелагіцетів. Досліджено унікальну ендемічну неогенову фауну карликових китоподібних Паратетису і вказано на подібність адаптацій її представників і сучасних китоподібних у Середземному та Чорному морях. Запропоновано пояснення механізму живлення у карликових китів, що здійснюється внаслідок кінетизму черепа. Показано, що педоморфоз у китоподібних може вести в певних ситуаціях не тільки до зменшення, а й до збільшення розмірів тіла, виявляється вже у ранніх пелагіцетів та пояснює диференціацію їх розмірів протягом їх еволюції з еоцену. Показано мозаїчність проявів гетерохроній в ході еволюції китоподібних: в межах одного організму деякі ознаки можуть еволюціонувати шляхом педоморфозу, а інші – шляхом пераморфозу. Описано фактори, що сприяють розвитку проявів пераморфозу в китів-дзьоборилів (Ziphiidae), та запропоновано гіпотезу щодо їх унікальної функції – еховізуальної демонстрації внутрішніх структур, які сприймаються завдяки ехолокації. Проведено порівняння проявів педоморфозу скелета передньої кінцівки у великих китоподібних та показано механізм утворення еволюційно нових структур внаслідок цього процесу.

Практичне значення одержаних результатів. Одержані результати важливі для розуміння механізмів, що забезпечують еволюцію розмірів, зміни тривалості життя (зокрема, довголіття), будову окремих структур скелета ссавців. Одержані дані з еволюції скелета кінцівок використані як методичне обґрунтування для вдосконалення хірургії суглобів та рекомендацій з фізичної реабілітації (Xie et al., 2020).

Особистий внесок здобувача. Дисертаційна робота є самостійним науковим дослідженням здобувача. Автором проведені формулювання гіпотез і методології досліджень, оброблення матеріалу і визначення результатів досліджень, в тому числі

таксономічні висновки, визначення таксономічної приналежності, морфометрія та визначення віку особин, філогенетичний аналіз, інтерпретація результатів у частині еволюції. Спільно зі співавторами опублікованих робіт були проведені: опис *Basilotritus* та реконструкція філогенії раних Pelagiceti (з Є. О. Звонком), опис нових екземплярів *Basilotritus* (з Є. О. Звонком, Л. І. Рековцем, О. М. Ковальчуком, Т. В. Крахмальною), опис *Tranatotocetus* (з М. Стееман), описи сарматських цетотеріїв (за участю Д. Б. Старцева, Т. В. Крахмальної), дослідження ранньосарматських морських ссавців, аналіз та обговорення результатів (з Б. Гайдуком, Б. Рецом та ін.), геометрична морфометрія *Phocoena phocoena* в Азовському та Чорному морях (з К. О. Вишняковою), розроблення методики роботи та збір даних з педоморфозу морських свиней (з А. Галатіусом), дослідження середземноморських афалін (з Ю. Шарір, Д. Керемом), дослідження китоподібних та, частково, планування еволюційного дослідження (з М. Сі, А. Чагіним, А. Адамейком та співавторами). П. Є. Гольдін є єдиним автором або першим співавтором в 13 статтях у виданнях, віднесених до першого і другого квартилів (Q1 і Q2). В усіх публікаціях, де П. Є. Гольдін є першим співавтором, він є основним автором тексту.

Апробація результатів дослідження. Результати дисертаційної роботи були представлені автором на наукових конференціях Європейського китового товариства (Штральзунд, 2010; Сетубал, 2013), Товариства морської мамаліології (Галіфакс, 2017; Барселона, 2019), VII Європейському конгресі з мамаліології (Стокгольм, 2015), VIII конференції «Вторинні адаптації водних тетрапод» (Берлін, 2017), «Фауна України на межі ХХ-ХХІ ст. Нові концепції зоологічних досліджень» (Харків, 2017), «Системна біологія та медицина» (Київ, 2017), V Міжнародному палеонтологічному конгресі (Париж, 2018) та на засіданнях Вченої ради Інституту зоології ім. І. І. Шмальгаузена НАН України.

Публікації. Результати дисертаційної роботи викладено у 28 наукових працях, з них з них 16 – наукові статті у провідних фахових виданнях, віднесених до першого і другого квартилів (Q1 і Q2) відповідно до класифікації SCImago Journal and Country Rank, 4 – статті в інших наукових виданнях, включених до Переліку наукових фахових видань України, або у закордонних виданнях, проіндексованих у базах даних Web of Science Core Collection та/або Scopus, 8 – матеріали і тези доповідей на наукових конференціях.

Структура та обсяг дисертації. Робота складається зі вступу, 4 розділів, висновків, додатку (список опублікованих праць). Загальний обсяг роботи складає 320 сторінок, із яких 303 сторінок основного тексту.

Подяки. Автор висловлює щирю подяку науковому консультанту І. І. Дзеверіну, співавторам – І. Адамейку, М. Бухсіанідзе, К. О. Вишняковій, Б. Гайдуку, А. Галатіусу, Є. О. Звонку, Д. Керему, О. М. Ковальчуку, Т. В. Крахмальній, П. Радовичу, Л. І. Рековцю, Б. Рецою, М. Сі, Д. Б. Старцеву, М. Стееман, А. Чагіну, Ю. Шарір та іншим колегам; за допомогу в польових та лабораторних дослідженнях, фотографуванні, томографії – К. О. Вишняковій, О. В. Гладіліній, О. В. Годлевській, Ю. М. Ляшенку, Т. Обаде, В. В. Сербіну, Т. Сьоренсен, А. Чагіну та іншим колегам; за надані зліпки екземплярів, фотографії – Дж. Б'януччі, М. Вісконті, Ф. Гінгерічу, О. Ламберту, Ф. Марксу, І. Міхану, Г. А. Прокопову, М. Стееман, Х. Тевіссену, Ю.

Фордайсу, М. Юену; співробітникам музеїв за співпрацю – Г. Ф. Баришнікову, М. Боселаерсу, Дж. Б'януччі, В. Дабену, Т. Г. Деркач, І. В. Дикому, І. А. Дуброво, О. І. Зіненку, Д. В. Іванову, Д. Катлоф, К. Кінзе, А. Колларета, М. С. Комар, К. Конрою, С. В. Крускопу, А. Кунпіловій, Т. В. Куражевій, О. Ламберту, В. О. Лобкову, К. де Мюзону, Т. Обаде, М. Т. Ольсену, В. М. Пескову, Л. Повоуш, Дж. Райнері, М. Н. Рахманіній, В. Родіонову, К. Сарті, Н. Н. Спаській, О. Хампе, П. Холройд; за обговорення методів, результатів і відомості з датування – І. І. Дзеверіну, Р. Бозенекеру, Дж. Б'януччі, Ю. В. Вернигоровій, А. Галатіусу, Т. Кімурі, Г. А. Клевезаль, Л.-Н. Купер, О. Ламберту, К. Маклауду, Ф. Марксу, О. П. Ольштинській, Б. Рамасамі, Т. С. Рябоконт, М. Стееман, Х. Тевіссену, Ю. Фордайсу, Ч.-С. Цаю, Т. В. Шевченко, М. Юену.

ОСНОВНИЙ ЗМІСТ ДИСЕРТАЦІЇ

Дисертацією є сукупність наукових статей з наукової тематики, в яких висвітлені сучасний стан проблеми, методи і результати досліджень і їх обговорення.

Сучасний стан проблеми. Концепцію гетерохронії в еволюції китоподібних використав Л. Барнс (Barnes, 1985) для пояснення особливостей анатомії морських свиней (Phocoenidae). Пізніше у зведеннях з еволюції китоподібних було відзначено множинність проявів та важливість процесів гетерохронії (Fordyce and Muizon, 2001; Ricqlès and Buffrenil, 2001). Оpubліковано низку досліджень педоморфозу в еволюції дрібних зубатих китів (Fordyce, 2002; Galatius and Kinze, 2003; Galatius et al., 2006; Galatius, 2010; Mellor et al., 2009), та було запропоновано гетерохронії для пояснень еволюції деяких вусатих китів (Marx et al., 2013; Tsai and Fordyce, 2014). Гетерохроніями також пояснюють розвиток поліфалангії в грудних кінцівках (Richardson and Oelschlager, 2002; Cooper et al., 2007).

Матеріал та методи досліджень. Матеріал дослідження переважно складається з матеріалів колекцій 36 музеїв та наукових установ України, Бельгії, Грузії, Данії, Італії, Молдови, РФ, США, Франції, Швеції, а також робочих матеріалів наукових установ України, Молдови і Грузії, власних польових зборів автора і співавторів та робочих матеріалів, наданих за запрошенням. Матеріал складається з близько 1500 екземплярів китоподібних, серед яких є представники 190 видів (67 сучасних і 123 вимерлих), що належать до 34 родин і груп *incertae sedis*. Серед них в ході дослідження описано нові таксони: 1 родина, 5 родів, 4 види; переописано 3 види. Досліджено також порівняльний матеріал із представників 9 родин парнокопитних. Серед досліджених китоподібних – представники родин Pakicetidae, Protocetidae, Basliosauridae, предків сучасних китів (Neoceti) та представники вимерлих та сучасних вусатих китів (Mysticeti) і зубатих китів (Odontoceti). Вік досліджених китоподібних охоплює весь період існування цієї групи, від раннього еоцену до сучасності, в тому числі повністю еоцен, олігоцен, міоцен, пліоцен та четвертинний періоди. Географічне походження матеріалу – басейни Атлантичного та Тихого океанів, антарктичні води, а також басейни Тетісу та Паратетісу.

Методи дослідження включають польові дослідження, таксономічний та морфологічний опис, філогенетичний аналіз на основі морфологічних ознак,

класичну та геометричну морфометрію, рентгенографію та комп'ютерну томографію, визначення індивідуального віку за ростовими шарами та методи статистичної обробки даних.

Полюві дослідження проведено в 2008-2019 рр. в місцезнаходженнях еоценової та міоценової фауни китоподібних на території України, в тому числі, на Керченському півострові (Крим), в долинах Дніпра та Дністра, на Волинь-Подільській височині. Вік горизонтів, з яких походять китоподібні, визначений за літературними даними та окремими геологічними дослідженнями (сучасне зведення – Raffi et al., 2020).

Таксономічні і морфологічні описи проведено за схемами і методами, прийнятими для китоподібних. Анатомічна термінологія наведена за Дж. Мідом та Ю. Фордайсом (Mead and Fordyce, 2009), щодо м'язів – за Р. Ламбертсеном та ін. (Lambertsen et al., 1995). Для опису анатомії кам'янистої та барабанної кісток також використана термінологія спеціалізованих джерел (Geisler and Luo, 1996, Steeman, 2010, Ekdale et al., 2011). Номенклатурні записи зроблені згідно з Міжнародним кодексом зоологічної номенклатури з доповненнями станом на дати публікацій. Стан скостеніння швів черепа та епфізів тіл хребців оцінено за 4 або за 2 стадіями, залежно від цілей дослідження, з урахуванням анатомії конкретних таксонів.

Філогенетичний аналіз на основі морфологічних ознак виконано за матрицями ознак, створеними на основі літературних джерел з доданням нових ознак. Зокрема, проведено аналізи для 27 палеогенових таксонів китоподібних та 56 таксонів вусатих китів та споріднених форм, в тому числі всіх нових для науки таксонів. Аналізи виконано засобами програми TNT за опцією традиційного пошуку з отриманням консенсусних дерев (Goloboff et al., 2008). Характеристики клад оцінено за процедурою симетричної повторної виборки.

Морфометрію виконано на матеріалі близько 600 екземплярів. Оцінка розмірів тіла за окремими вимірюваннями черепа проведена за О. Ламбертом та ін. (Lambert et al., 2010), а також у порівнянні з промірами черепа та елементів посткраніального скелета *Cetotherium riabinini* (Gol'din et al., 2014). Двовимірну та тривимірну геометричну морфометрію для дослідження форми черепа виконано відповідно за цифровими фотографіями в єдиній проекції та за допомогою апарата Microscribe. Аналізи даних, отриманих з геометричної морфометрії, проведено з використанням програми MorphoJ; дані піддано Прокрустову перетворенню як передумову для подальшої статистичної обробки (Klingenberg, 2011).

Рентгенографію та комп'ютерну томографію виконано для окремих екземплярів для аналізу будови кісток черепа та скостеніння кісток грудної кінцівки. Визначення індивідуального віку за ростовими шарами проведено на препаратах тонких зрізів декальцинованих зубів, забарвлених гематоксиліном Ерліха або Майера, а також за аншліфами кісток. Вік оцінено як рівний числу груп ростових шарів.

Методи статистичної обробки даних відповідно до завдань досліджень включають оцінки достовірності відмінностей між середніми значеннями, регресійний аналіз лінійних та нелінійних регресій, однофакторний дисперсійний аналіз, аналіз головних компонент, дискримінантний аналіз, аналіз канонічних змінних. Криві індивідуального росту проаналізовано за рівняннями Гомпертца.

РЕЗУЛЬТАТИ ДОСЛІДЖЕНЬ ТА ЇХ ОБГОВОРЕННЯ

Загальні прояви педоморфозу визначаються для завдань цієї роботи як збереження ювенільних рис у дорослих форм, а прояви пераморфозу – як розвиток протягом постнатального онтогенезу нових структур, які відсутні у ювенільних особин та дорослих предків. Зокрема, до проявів педоморфозу належать збереження ювенільних пропорцій тіла та елементів скелета у дорослих особин, збереження ювенільних ознак геометричної форми черепа та кісток кінцівки, затримка скостеніння – відсутність синостозів, відсутність облітерації швів, наявність фонтанелей в черепі. Індикаторами сповільнення розвитку (ретардації або неотенії) є сповільнення зміни геометричної форми елементів скелета протягом життя. Індикатором прогенезу є зупинка індивідуального росту або зміни форми у певному віці та подальше збереження ювенільного стану цих ознак.

ФІЛОГЕНІЯ КИТОПОДІБНИХ ТА ПОХОДЖЕННЯ ПОВНІСТЮ ВОДНИХ КИТОПОДІБНИХ (PELAGICETI)

Походження повністю водних китоподібних (Pelagiceti). Китоподібні (Cetacea) відомі з раннього еоцену (Kumar and Sahni, 1985) і на ранніх етапах еволюції представлені напівводними формами, які сягають різноманіття у середньому еоцені у вигляді родини Protocetidae (Geisler et al., 2005; Gingerich et al., 2009). Від них походять повністю водні кити (Pelagiceti), які виникають у середньому еоцені (ймовірно, в лютеті), та незабаром серед них виділяються базилозавриди (Basilosauridae) і предки сучасних китів (Neoceti), а останні, в свою чергу, розділяються на вусатих і зубатих китів (рис. 1). Синапоморфіями Pelagiceti є, зокрема, ознаки зсуву (телескої) кісток лицьового черепа, відділення барабанної кістки від лускатої, наявність великих вторинних зубців на премолярах та молярах. Ранні базилозавриди (серед них *Basilotritus* – новий рід з середнього еоцену території України, Єгипту та США) є найраннішою та найпримітивнішою відомою групою пелагіцетів. Вони є парафілетичною, морфологічно та географічно різноманітною групою родів, які заселили світовий океан ще в середньому еоцені та, ймовірно, були предками Neoceti, а також просунутих базилозаврид. Час відгалуження предків Neoceti від ранніх базилозаврид припадає на середній еоцен, а форми, що належать до цієї класи, виявляються найпізніше в бартоні (41 млн років тому), серед них – дрібне китоподібне *Oscuja picklingi* з Перу (Uhen et al., 2011). Ознаками предків Neoceti, зокрема, є телескопія верхньощелепних та носових кісток, а також багатокутна форма інволюкруму барабанної кістки.

Сповільнення індивідуального розвитку у повністю водних китоподібних. Сповільнення темпів постнатального онтогенезу притаманне повністю водним китоподібним (Pelagiceti) від початку їх еволюційної історії. Його прояви спостерігаються вже у ранніх пелагіцетів, як то *Basilotritus* з еоцену території сучасної України.

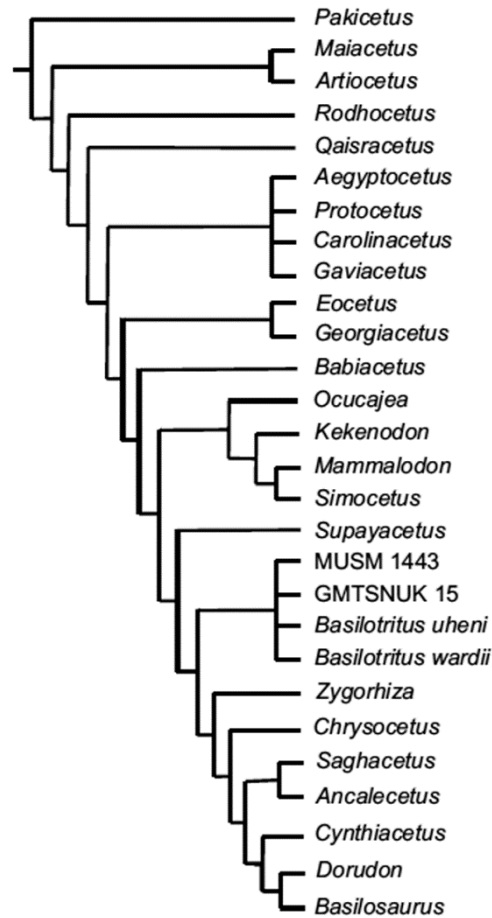


Рис. 1. Філогенія еоценових китоподібних та ранніх Pelagicti.

Посткраніальна анатомія *Basilotritus* демонструє поєднання примітивних і розвинутих ознак базилозаврид. Його постнатальний онтогенез характеризується великими розмірами тіла, затримкою в досягненні зрілості скелета та інтенсивним пахіостеосклерозом, що є ознаками неотенічного розвитку. Індивідуальний вік кита визначено за ростовими шарами у ребрах як такий, що становить не менше п'яти років. Крім того, стертість постійних зубів вказує на дорослий вік, хоча водночас свідчить і про особливості живлення. Проте в усіх хребцях, що зберіглись, епіфізи не зростаються з тілами хребців, і тільки в четвертому шийному хребці є часткове скостеніння. Такі темпи скостеніння значно повільніше тих, що спостерігаються у сучасних китоподібних – не тільки зубатих, а й вусатих китів.

З початку еволюції пелагіцетів відбувалася швидка дивергенція розмірів тіла. Різноманіття розмірів тіла від карликовості до гігантизму спостерігається вже у еоценових пелагіцетів та зберігається протягом еволюції Neoceti до сучасності.

Через зміну пропорцій тіла у повністю водних китоподібних переважно спостерігається головне передлежання плоду. Проте серед представників деяких сучасних таксонів (*Phocoena*, *Delphinapterus*, *Orcinus*) трапляються винятки з цього правила.

Найзагальніша педоморфна риса скелета китоподібних – сповільнене або відсутнє скостеніння швів черепа та елементів посткраніального скелета, що призводить до затримки фізичної зрілості. У деяких видів фізична зрілість не досягається протягом життя. Іншою загальною рисою є редукція або затримка розвитку скелетних структур, що формуються у дорослому віці. Між іншим, внаслідок затримки та продовження розвитку скелета в китоподібних спостерігаються додаткові кістки в покрівлі черепа та скроневої області, що є унікальними для ссавців. Педоморфоз може бути причиною як карликовості (родина *Mammalodontidae* та *Phocoenidae*), так і гігантизму (сучасні вусаті кити, косатка). Серед проявів педоморфозу у китоподібних спостерігаються як прогенез, так і неотенія. Істотним чинником, що сприяє педоморфозу в китоподібних, може бути всмоктувальне живлення (ідея, вперше висловлена Ю. Фордайсом (2002)), яке супроводжується педоморфними рисами у багатьох родинах китоподібних (зокрема, у морських свиней).

Філогенія вусатих китів (*Mysticeti*) від неогену до сучасності. Протягом своєї еволюції вусаті кити сягають найбільшого різноманіття в середньому та пізньому міоцені (бл. 16-5 млн років тому). Вусаті кити того часу налічували десятки родів і були дуже різноманітними за морфологією. Однак їх систематика та філогенез, а також стосунки з сучасними китами досі є дискусійними. Зокрема, виявлено, що "*Mesocetus*" *argillarius*, маловідомий екземпляр з пізнього міоцену території Данії, представляє собою не тільки новий рід, *Tranatocetus*, а й нову родину – *Tranatocetidae*. Діагностичні ознаки цієї родини – кістки рострума (міжщелепні та верньощелепні) на вершині черепа доходять до тім'яних кісток; носові кістки розділяють верньощелепні на вершині черепа; потиличний щит дорзовентрально вигнутий. Крім того, *Tranatocetidae* мають барабанну кістку унікальної форми з короткою та вузькою передньою частиною та ширшою, збільшеною задньою частиною, яка є постероventрально опуклою. Від родини *Cetotheriidae* вони зокрема відрізняються глибокою гленоїдною ямкою на лускатій кістці та низьким виростком нижньої щелепи, що знаходиться в одній площині з її гілкою. Від родин смугачів (*Balaenopteridae*) та сірих китів (*Eschrichtiidae*) вони відрізняються довгим та тонким виличним відростком лускатої кістки, видовженим відростком бокової потиличної кістки, відносно коротким потиличним щитом та розширеним заднім відростком барабанної та кам'янистої кісток, що виходить на зовнішню задньобоківу поверхню черепа. Водночас, за формою кісток, що сходяться на вершині черепа та утворюють Х-подібну конфігурацію, *Tranatocetidae* схожі одночасно і на цетотеріїв (*Cetotheriidae*), і на смугачів (*Balaenopteridae*), і на сірих китів (*Eschrichtiidae*). Філогенетичний аналіз вказує на існування монофілетичної групи, що включає більшість неогенових та сучасних китів, причому *Tranatocetidae*, можливо, більш близькі до смугачів (*Balaenopteridae*), ніж до цетотеріїв (*Cetotheriidae*) (рис. 2). Кити цієї групи, до якої, окрім роду *Tranatocetus*, належать "*Aulocetus*" *latus*, "*Cetotherium*" *megalophysum*, "*Cetotherium*" *vandelli*, *Mesocetus longirostris*, *Mixocetus elysius*, "*Plesiocetopsis hupschii*" sensu Van Beneden, 1886, знайдені у міоценових відкладах басейнів Атлантичного та Тихого океанів, в помірних широтах північної півкулі.

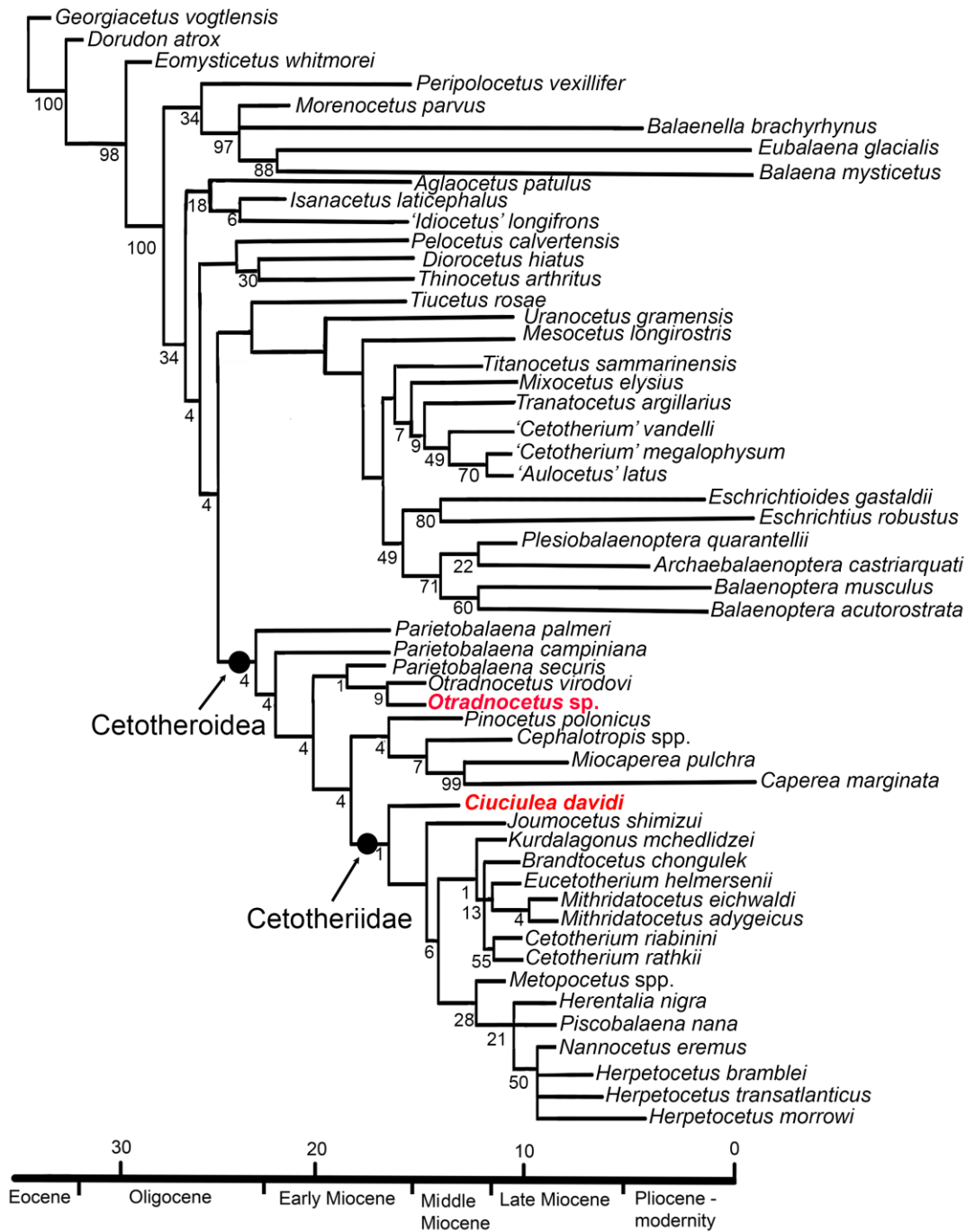


Рис. 2. Філогенія неогенових та сучасних вусатих китів (Mysticeti).

Неогенові та сучасні родини вусатих китів характеризуються численними гомоплазіями, що частково є наслідком гетерохроній в їхній еволюції, однак мають унікальну форму барабанної кістки, яка є діагностичною на рівні родини для всіх досліджених груп вусатих китів. Включення проблемних таксонів, таких як *Tranatocetus argillarius*, до філогенетичних аналізів надає нового розуміння розподілу та діагностичної цінності морфологічних ознак.

ПРОЯВИ ТА ФУНКЦІЇ ПЕДОМОРФОЗУ В ЕВОЛЮЦІЇ КИТОПОДІБНИХ

Походження карликових китів-цетотеріїв (Cetotheriidae). Cetotheriidae – родина вимерлих найдрібніших вусатих китів, що включає різноманітні карликові форми (рис. 2, 3); ймовірно, з нею споріднені сучасні карликові гладкі кити (Neobalaenidae). Цетотерії були поширені в басейнах Атлантичного та Тихого океанів та Паратетису – системи внутрішніх морів Євразії. Згідно з оцінками часу дивергенції родин китоподібних, предки Cetotheriidae та Neobalaenidae відгалужуються від решти вусатих китів у ранньому міоцені (Fordyce and Marx, 2015). Проте майже всі відомі до цього часу знахідки цетотеріїв походять з пізнього міоцену, пліоцену та раннього плейстоцену; деякі фрагментарні знахідки походять також з найпізніших відкладів середнього міоцену узбережжя Тихого океану та з Паратетису. Тому принципово важливим для розуміння еволюції цієї групи є *Ciuciulea davidi* – новий карликовий кит віком 13,82-12,65 мільйонів років тому, описаний з баденію (середнього міоцену) Центрального Паратетису, з території Молдови (знайдений у 1965 р.). *Ciuciulea davidi* має примітивні риси анатомії черепа: задні кінці лицьових кісток, що утворюють єдину поперечну лінію, вузький потиличний щит і відносно довгу міжтім'яну область. Втім, це кит має кілька апоморфій родини Cetotheriidae, зокрема, клиновидну видовженість задніх кінців кісток рострума та носових кісток та овальну форму барабанної кістки з неглибокими медіальною та латеральною борознами та коротким сигмовидним відростком. Таким чином, *Ciuciulea davidi* є найдавнішим та найпримітивнішим відомим представником цієї родини. Інший ендемічний таксон з міоцену Східного Паратетису, філогенетичні зв'язки якого важливі для розуміння походження Cetotheriidae – *Otradnocetus* (Мчедлідзе, 1984). Окрім описаного *Otradnocetus virodovi*, виявлений ще один представник цього роду, представлений частковим скелетом ювенільної особини з пізнього міоцену Таманського півострова. *Otradnocetus* має унікальну серед вусатих китів форму лускатих кісток: розширені кістки з високою гленоїдною частиною, глибокою гленоїдною ямкою, високим супрамастоїдним гребенем, коротким та широким виличним відростком, дуже широким постгленоїдним відростком, який несе гребінь з додатковим боковим відростком (спільна риса з *Tranatocetidae* та *Parietobalaena*). Що важливо, він також має анатомію задньої частини нижньої щелепи, схожу до *Cetotheriidae*, з високим відростком, нахиленим до поздовжньої вісі кістки та масивним кутовим відростком. Проте, як вказував Г. А. Мчедлідзе (1984), він має низку спільних ознак і з *Parietobalaena* (родом, поширеним в міоцені північної півкулі), як то короткі висхідний та боковий відростки верхньощелепної кістки, передній край носових кісток розташований попереду основи рострума та надочноямковий відросток розташований перпендикулярно до поздовжньої вісі черепа. Філогенетичний аналіз свідчить про те, що *Parietobalaena* та *Otradnocetus* є близько спорідненими таксонами, базальними щодо клади Cetotheriidae + Neobalaenidae, та відповідно вони можуть бути визначені як представники надродини Cetotherioidea. Це підтверджується поетапною еволюцією анатомії лускатих кісток, нижньої щелепи,

барабанних та кам'янистих кісток у цих групах. Знахідки найдавніших цетотеріід та споріднених з ними таксонів в Паратетісі підтверджують ідею, що це міг бути регіон, де цетотерії розвивалися до їх всесвітнього розповсюдження. Китами родів *Ciuciulea* та *Otradnocetus* притаманна мозаїчність проявів гетерохронії. З одного боку, їм притаманні малі розміри тіла: довжина тіла *Ciuciulea* складає близько 3,5 метри, дорослого екземпляра *Otradnocetus* – близько 5 метрів. Автапоморфна форма барабанної кістки *Cetotheriidae*, присутня у *Ciuciulea*, також може бути інтерпретована як педоморфна ознака. Водночас, для *Ciuciulea* та *Otradnocetus* характерно розвинене скостеніння скелета у дорослому стані. Голотип *Ciuciulea davidi* характеризується станом повної фізичної зрілості скелета: повністю завершено скостеніння епіфізів тіл хребців у грудному та поперековому відділах, завершено скостеніння епіфізів плечової кістки, та шви кісток мозкової коробки, на відміну від всіх видів сучасних китів, характеризуються облітерацією. Повною фізичною зрілостю характеризується і голотип *Otradnocetus virodovi*: завершено скостеніння в хребті, кістках грудної кінцівки та у швах мозкової коробки. Стан скостеніння хребців у *Otradnocetus* відповідає, наприклад, стану в найстаріших фінвалів *Balaenoptera physalus*. Таким чином, більшість відомих пізніших цетотеріід характеризується тенденцією до розвитку педоморфозу у порівнянні з їх гіпоморфними (карликовими) предками.

Функціональне значення гетерохроній у вусатих китів – забезпечення кінетизму черепа під час живлення. Всі сучасні та деякі неогенові вусаті кити характеризуються деякими загальними педоморфними рисами, як то сповільнення скостеніння. Наприклад, в черепі смугачів *Balaenoptera* протягом постнатального періоду скостеніння завершується тільки в швах потиличних кісток та основи черепа. Функція цієї педоморфної трансформації полягає в забезпеченні кінетизму черепа, а саме в тому, що кістки лицьового черепа, зокрема, рострума, та інші кістки лицьового відділу зсуваються відносно одна одної, а також відносно мозкової коробки протягом акту живлення. Внаслідок цього верхня, як і нижня, щелепа рухається та створює градієнт тиску, що забезпечує рух води при фільтруючому або всмоктувальному живленні. Сучасним усатим китам притаманне різноманіття способів живлення (Sanderson and Wassersug, 1993). Вочевидь, воно було ще більшим у неогенових форм. Зокрема, *Cetotherium riabinini* (рис. 3), досі маловідомий дрібний вусатий кит з пізнього сармату (пізнього міоцену) Східного Паратетісу, знайдений у Миколаєві в 1930 р., представлений екземпляром унікальної збереженості (Гофштейн, 1948, 1965), має незвичні адаптації до живлення, не притаманні сучасним формам: видовжений череп, який складає третину довжини тіла; довгий та вузький прямий рострум; малочисельні короткі асиметричні пластини китового вуса; мала неглибока гленоїдна ямка та високий виросток нижньої щелепи, що розташований під кутом до її поздовжньої вісі. *Cetotherium riabinini*, ймовірно, мав генералізований спосіб живлення, що поєднує безперервне всмоктування, як це спостерігається у крижня *Anas platyrhynchos* (Zweers, 1974; Dawson et al., 2011), та переривчасте всмоктування з латералізацією голови, як у сірих китів (*Eschrichtiidae*). Морфологічні структури кісток та,

наскільки дозволяє реконструкція, м'язів лицьової області *Cetotherium riabinini* та качок (Anatidae) також мають ознаки конвергенції. Зокрема, характерний для цетотеріїв довгий та масивний кутовий відросток нижньої щелепи має аналог у вигляді ретроангулярного відростка качок (Kimura, 2002), а масивний боковий відросток верхньощелепної кістки цетотеріїв – у вигляді сльозної кістки качок. Водночас, вінцевий відросток нижньої щелепи качок знаходить аналогії не в цетотеріїд, а у деяких вимерлих сірих китів (Eschrichtiidae) (Bisconti, 2008) – іншої групи, якій притаманне всмоктувальне живлення. Таким чином, механізм та функції кінетизму черепа у вусатих китів можна частково пояснити за допомогою аналогій з живленням птахів, хоча ці аналогії є неповними.

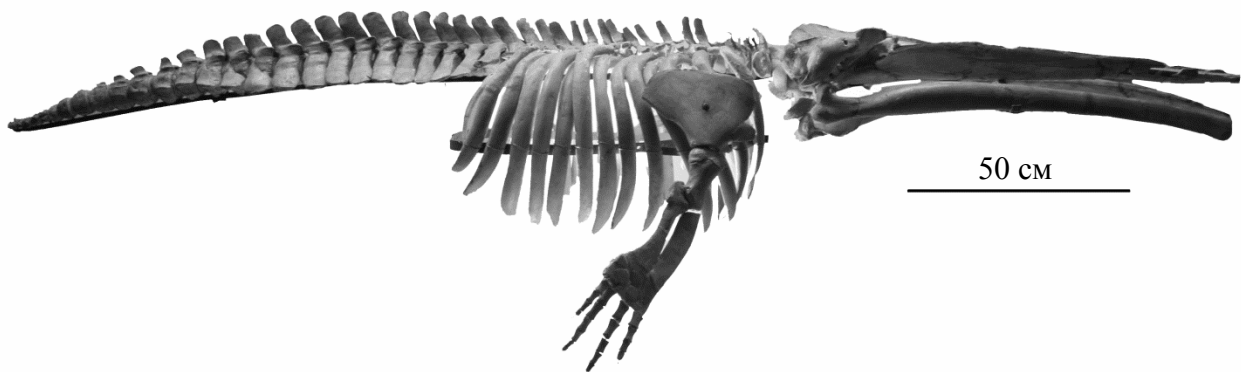


Рис. 3. Скелет *Cetotherium riabinini*, ННПМ 668/1. Фото О. В. Годлевської.

Багато ознак черепа вусатих китів, ймовірно, еволюціонували як наслідок кінетизму черепа. Проте кількість можливих способів живлення вусатих китів є дещо обмеженою. Тому в еволюції способів їх живлення трапляються множинні гомоплазії. Схожі адаптації до живлення, на тлі того, що вони забезпечені педоморфними рисами, призводять до того, що представники філогенетично віддалених груп інколи мають схожу будову кісток лицьового черепа. В той же час, вони відрізняються за структурами, які несуть філогенетичний сигнал та мають консервативну форму протягом постнатального онтогенезу, наприклад, за формою барабанної кістки.

Відомості з анатомії *Cetotherium riabinini* важливі для розуміння систематики та еволюції вусатих китів, оскільки рід *Cetotherium*, досі достовірно відомий за єдиним екземпляром (неповним черепом) *Cetotherium rathkii*, описаним в XIX сторіччі (Brandt, 1843, 1873), потребував переопису для подальшої ревізії Cetotheriidae та споріднених груп. Оновлений діагноз родини Cetotheriidae включає сукупність синапоморфій за даними філогенетичних аналізів: телескопія кісток лицьового черепа, які продовжуються майже до потиличного щита; наближені один до одного задні кінці висхідних відростків верхньощелепної кістки; масивний боковий відросток верхньощелепної кістки; мілка гленоїдна ямка; короткий потиличний щит; автапоморфна овальна форма та короткий сигмовидний відросток барабанної кістки; присутні передній та боковий відростки кам'янистої кістки та розширений задній

відросток барабанної та кам'янистої кісток, що виходить на зовнішню задньобочкову поверхню черепа (спільна риса з *Neobalaenidae* та *Tranatocetidae*); виросток та кутовий відросток нижньої щелепи розташовані під гострим кутом до поздовжньої вісі кістки.

Анатомія та постнатальний розвиток черепа у кита-цетотерія. Новий вусатий кит-цетотерій, *Brandtocetus chongulek*, описаний з пізнього сармату Східного Паратетису з території Керченського півострова, має поперечно розширені лускаті кістки, S-подібні потиличні гребені, передній край потиличного щита, що виходить спереду до центру скроневої ямки, і видовжений задній відросток барабанної кістки, що має овальну проєкцію на зовнішній задньобочковій стінці мозкової коробки. Типова серія представлена трьома частковими черепами з кам'янистими та барабанними кістками, один із них належить ювенільній особині віком не менш ніж 1 рік, за оцінками скостеніння черепа у порівнянні з сучасними формами (Walsh and Bertá, 2011). Показово, що дорослий та ювенільний екземпляри були знайдені поруч один з одним. Довжина тіла дорослих екземплярів оцінена як 4 метри, а ювенільного – щонайменш 3,12 метри. Таким чином, ювенільний екземпляр сягав щонайменш 80% довжини тіла дорослої особини. Це свідчить про швидкий постнатальний ріст, співставний із сучасними вусатими китами (Fortune et al., 2012). Порівняння ювенільного екземпляра із дорослими вказує на помірний ріст лускатих кісток, істотний ріст крилоподібних кісток, та дуже значний ріст мозкової коробки, перш за все, в ширину, після досягнення принаймні одного року – особливості, не притаманні сучасним вусатим китам. Крім того, на прикладі ювенільного екземпляра виявляються ювенільні риси анатомії – низькі бугри основної потиличної кістки, малі гребені барабанної та лускатої кісток. *Brandtocetus* та інші цетотеріїни мають ознаки черепа, які є адаптацією до генералізованого способу живлення, що поєднує різні режими всмоктування. Розвинені структури, які є адаптаціями до всмоктувального живлення, налічують вже в ювенільній особини. Водночас, ці структури є діагностичними для нового таксона. Подовження росту мозкової коробки є вкрай незвичним для вусатих китів, проте є відомості про подовжений ріст потиличного щита у карликового гладкого кита *Caperea marginata* (Kemper and Leppard, 1999), який, подібно до цетотеріїв, відрізняється малими розмірами тіла та педоморфними рисами (Marx et al., 2013).

Фауна цетотеріїв Східного Паратетису. Різноманіття описаної фауни міоценових карликових вусатих китів Східного Паратетису потребує таксономічної ревізії. Дев'ять таксонів були описані з причорноморського регіону під назвою *Cetotherium* до 1951 року, з них вісім представлені типовими екземплярами або серіями: *Cetotherium rathkii* Brandt, 1843 (типовий вид); ?*C. priscum* (*Ziphius priscus* Eichwald, 1840) sensu Brandt, 1843; *C. pusillum* Nordmann, 1860; *C. helmersenii* Brandt, 1871; *C. klinderi* Brandt, 1871; *C. mayeri* Brandt, 1871; *C. riabinini* Hofstein, 1948; *C. maicopicum* Spassky, 1951. Типовий екземпляр для дев'ятого виду, *C. incertum* Brandt, 1873, хребець, який неможливо визначити за описом, втрачений. З цього різноманіття тільки *C. rathkii* та *C. riabinini* представляють рід *Cetotherium*; *C.*

heltersenii віднесений до роду *Eucetotherium* (Kellogg, 1931), філогенетичні зв'язки якого потребують уточнення. Ще чотири близькоспоріднених види, що представляють три роди (*Kurdalagonus mchedlidzei* Tarasenko and Lopatin, 2012; *Kurdalagonus adygeicus* Tarasenko and Lopatin, 2012; *Brandtocetus chongulek* Gol'din and Startsev, 2014; *Zygiocetus nartorum* Tarasenko, 2014), були додані за останні роки. Це створює можливість для ревізії групи в регіоні з урахуванням нових даних. Новий рід, *Mithridatocetus*, описаний з пізнього сармату території Криму та північно-західного Кавказу за досі не описаним екземпляром (знайдений в Керчі в 1959 р.) та іншими колекційними матеріалами (Brandt, 1873; Мчедлідзе, 1964). У порівнянні з іншими Cetotheriinae *Mithridatocetus* відрізняється автапоморфною формою барабанної кістки з набряклим головним гребенем, опущеною передньою частиною інволюкрума та косим передньобоківим краєм, а також унікальним поєднанням високої мозкової коробки та довгого та міцного відростка бокової потиличної кістки. До цього роду віднесені новий вид *M. eichwaldi*; *M. adygeicus* (описаний раніше як *K. adygeicus*), до якого віднесені екземпляри, визначені Г. А. Мчедлідзе як *C. mayeri*; а також типова серія *C. mayeri*, яку неможливо визначити до виду, та низка фрагментарних екземплярів. ?*C. priscum* та *C. incertum* визнані *nomina dubia*. Підродина Cetotheriinae обмежена сарматським віком Східного Паратетису і включає щонайменше п'ять родів: *Cetotherium*, *Brandtocetus*, *Kurdalagonus*, *Mithridatocetus* і *Zygiocetus*. Решта таксонів потребують подальших досліджень для уточнення їх таксономії. Синапоморфіями родини Cetotheriidae є овальна форма барабанної кістки, кам'яниста кістка з розвиненим переднім, коротким боковим та коротким масивним заднім відростками, а також виростком та масивним кутовим відростком нижньої щелепи, що утворюють гострий кут з поздовжньою віссю кістки.

Різноманіття Cetotheriinae у Східному Паратетисі, навіть з урахуванням результатів ревізії, надзвичайно велике. Більш того, ще декілька неописаних екземплярів, що можуть представляти нові таксони, були знайдені у Болгарії (Simionescu 1931), Молдові (Brandt 1873), на Кавказі (Мчедлідзе, 1964) та в Казахстані (Brandt 1873). Однак таке високе різноманіття не є унікальним для китоподібних. Наприклад, родина Delphinidae відома своєю швидкою дивергенцією, яка відбулась приблизно в той же час, протягом пізнього міоцену: цю ситуацію пояснюють глобальними кліматичними змінами внаслідок тектонічних процесів (Fordyce & Muizon 2001; Steeman et al. 2009). Це також узгоджується з висновком М. Юена та Н. Паенсона (Uhen and Pyenson, 2007), які відзначили, що максимум загального різноманіття китоподібних протягом їх історії припадає на кінець середнього та початок пізнього міоцену. Варто уваги, що Східний Паратетис під час пізнього сармату повністю відповідав екологічним умовам, зазначеним як передумови для швидкої еволюції китоподібних: це був фрагментований басейн, де відбувались швидкі зміни екологічних умов, з помірним кліматом (Vasiliev et al. 2015) та високою продуктивністю (Radionova et al. 2012). Потепління та аридизація клімату, а також криза солоності (Ильина и др., 1976; Vasiliev et al., 2015) ймовірно призвели до вимирання цієї фауни морських ссавців. Таким чином, швидку еволюцію та подальше вимирання цетотеріїв Східного Паратетиса можна пояснити

як загальними особливостями еволюції китоподібних у міоцені, так і подіями геологічної історії цього регіону. Серед низки пізньосарматських цетотеріїв рід *Mithridatocetus* посідає особливе місце, оскільки значна частка знахідок цього таксона належить до перевідкладених кісток, і тому, можливо, він був одним з останніх або останнім представником цетотеріїв у Східному Паратетісі.

Всі без винятку цетотерії є карликовими формами. Всі вони мають дрібні розміри, від двох з половиною до шість метрів довжиною; зокрема це стосується фауни цетотеріїв Паратетісу, яка майже цілком складається з ендемічних форм. Проте у цетотеріїв спостерігається мозаїчність проявів гетерохронії: як тенденція до прогенезу, коли онтогенетична траєкторія зупиняється і дорослі форми зберігають ювенільний стан скостеніння, так і тенденція до гіпоморфозу. В останньому випадку форми є карликовими, проте вони позбавляються ювенільних рис у дорослому стані. Крім того, всередині родів (наприклад, *Mithridatocetus*) спостерігається дивергенція за розмірами тіла.

Сарматська фауна дрібних китоподібних Східного Паратетісу. Кінець середнього міоцену – баденій та ранній сармат – для Паратетісу був часом біогеографічних трансформацій морського середовища з масовими вимираннями та подальшим розвитком сарматської фауни ((Rögl, 1998; Popov et al., 2004; Palcu et al., 2015, 2017). Початок раннього сармату був часом об'єднання басейнів Центрального та Східного Паратетісу, які згодом відокремились один від одного, тож їх подальша біогеографічна історія відбувалась окремо (Kovac et al., 2017; Palcu et al., 2017; Sant et al., 2017). В той же час не пізніше, ніж в ранньому сарматі, відбувається еволюція таксонів китоподібних, які складатимуть ендемічну фауну Східного Паратетісу в подальші епохи, тому цей час є ключовим для розуміння закономірностей їх формоутворення. Нові ранньосарматські матеріали з території України і Румунії, що включають морських ссавців, представляють дрібних зубатих китів родини Kentriodontidae, в тому числі *Kentriodon fuchsii* і дві карликові форми – дельфін з видовженими хребцями cf. *Imerodelphis thabagarii* (Мчедлидзе, 1964) і дуже дрібна просунута форма з короткими хвостовими хребцями, співставна за розміром з *Microphocaena podolica* (Кудрин, Татаринів, 1965). До цього часу *M. podolica* була єдиним таксоном зубатих китів, відомим із ранньосарматських відкладів західної частини Східного Паратетісу. Це один з найдрібніших або найдрібніший представник зубатих китів у світі з довжиною тіла 80-90 см. Ще один знайдений представник Kentriodontidae характеризується більш крупним розміром, співставним з *Sophianaecetus commenticius* (Kazár, 2005) або "*Heterodelphis*" *leiodontus* (Papp, 1905), відомими з сарматських відкладів Центрального Паратетісу. Крім того, з відкладів раннього сармату Поділля виявлений дрібний зубатий кит *Pachyacanthus* з родини Platanistidae – перша знахідка у районі між Віденським басейном та Центральною Азією; цей маловідомий кит відрізняється надзвичайно розвинутим пахіостозом посткраніального скелета. Зокрема, досліджені кістки представлені хребцем з пахіостотичними відростками та надзвичайно щільним пахіостотичним ребром. Вусаті кити представлені китом родини Cetotheriidae, який має

пахіосклеротичну будову скелету, характерну для цетотерієн, а також маловідомим дрібним китом з нез'ясованими філогенетичними зв'язками "*Archaeocetus fockii*".

Знайдений матеріал вказує на низьке таксономічне різноманіття і зв'язки із синхронною сарматською фауною Центрального Паратетису, зокрема характерними для цього басейна таксонами *Kentriodon fuchsii* і *Pachyacanthus* sp. Крім того, цетотерії (наприклад, *Ciuciulea*) відомі з Центрального Паратетису і з більш ранніх відкладів баденію. Це вказує на походження ранньосарматського фауністичного комплексу з Центрального Паратетису і загальний напрямок розповсюдження морських ссавців із заходу на схід.

Серед інших сарматських таксонів, вперше виявлених у Східному Паратетисі, – кашалотові (Physeteroidea) і зубаті кити невизначеної таксономічної належності, знайдені в середньосарматських та пізньосарматських відкладах з території Молдови. Обидва таксони представлені дрібними формами. Physeteroidea представлені окремими зубами, які за будовою відрізняються від кашалотів у вузькому сенсі (Physeteridae), а належать ранньому таксону з плезіоморфними ознаками. Однак вони відрізняються від відомих зубів майже всіх кашалотових того часу, окрім *Scaldicetus caretii* і *Scaldicetus grandis*, - форм неясного таксономічного стаусу, відомих тільки з окремих зубів (Bianucci and Landini, 2006). Слід зазначити, що Physeteroidea теж присутні в середньому міоцені Центрального Паратетису, тому цей елемент фауни може мати таке ж походження. Крім них, з середнього сармату Молдови походить невідомий зубатий кит, представлений окремими гомодонтними зубами з довгими коренями та короткими коронками. За їх розміром вони можуть бути співставлені з групами Squalodontidae, Ziphiidae, Physeteroidea і Delphinoidea. Однак вони відрізняються від Squalodontidae і Ziphiidae тонкими коренями, тоншими, ніж коронки. Від більшості просунутих Physeteroidea вони відрізняються наявністю емалі на коронках, а від примітивних форм – тонким шаром емалі, який покриває тільки вершину коронки, а також відсутністю товстого шару цементу. Схожі зуби було описано Whitmore and Kaltenbach (2008: fig. 93) без подальшого визначення. Крім того, схожі зуби, визначені як *Orycterocetus* sp., тобто представник кашалотів, були описані в декількох роботах (Bianucci et al., 2004; Valerio and Laurito, 2012): проте на зазначених кашалотових зубах не було слідів емалі. Натомість, зуби з Паратетису схожі за розподілом цементу та емалі на зуби представників Delphinoidea. Їх загальний вигляд та сплющені коронки нагадують зуби сучасних морських свиней (Phocoenidae), однак їх розмір значно більше за всі відомі зуби морських свиней, а у міоценових представників цієї родини коронки зубів не сплющені.

Загалом сарматська фауна китоподібних Центрального та Східного Паратетису характеризується високим ендемізмом на рівні родів, а її представники – дрібними розмірами та пахіостозом скелету. Серед сарматських китоподібних – найдрібніші представники як вусатих, так і зубатих китів в історії Землі: відповідно, *Cetotherium pusillum* та близькі до нього за розміром цетотерії довжиною тіла щонайбільш 2,5 метри і *Microphocaena podolica* довжиною тіла 80-90 см.

Карликовий кит з Центрального Паратетису. Більшість вусатих китів із Центрального Паратетису походять з відкладів баденію, та вони представлені ендемічними формами, відомими лише з цього регіону. Одним з винятків є кит пізнішого, сарматського віку, знайдений в Белграді (Сербія) в 1935 р. Цей екземпляр представлений частковим скелетом, що складається з фрагмента нижньої щелепи та восьми хвостових хребців. Нижня щелепа має незвичну будову, яка рідкісно трапляється у вусатих китів – її висота збільшується у проксимодистальному напрямі та досягає максимуму в середній частині. За цією ознакою цей кит визначений нами як *?Parietobalaena* sp. – всесвітньо поширений таксон, споріднений з *Otradnocetus* зі Східного Паратетису. Це одна з найпізніших знахідок вусатих китів у Центральному Паратетисі і найпізніших у світі знахідок таксонів, споріднених з *Parietobalaena*, а також єдиний досі знайдений в Паратетисі представник вусатих китів, який, ймовірно, не є ендеміком на рівні роду. Втім, подібно до цетотеріїв, це теж карликова форма. Як видно зі стану скостеніння епіфізів хвостових хребців, індивідуальний вік кита наближався до дорослого стану. Проте цей кит мав розміри щелепи, співставні з *Cetotherium riabinini*, а розміри хребців – значно менші. За порівняльною оцінкою розмірів, кит *?Parietobalaena* sp. мав довжину тіла близько 2,5 м, а його дефінітивний розмір оцінюється щонайбільш як 3-3,5 м, що за розмірною категорією об'єднує його з найдрібнішими цетотеріями. Він істотно дрібніший за всіх відомих китів Центрального Паратетису, визначених як представники роду *Mesocetus* – *M. agrami* та *M. hungaricus*. Єдина описана форма, співставна з ним за розміром, – це *Ciuciulea*: цей таксон відомий з території Балканського півострова. Водночас дрібні розміри цього кита свідчать про дивергенцію розмірів тіла всередині групи, що об'єднує *Parietobalaena* та споріднені форми. Кит з Центрального Паратетису є її найдрібнішим відомим представником, що поступається розмірами навіть ювенільним особинам *P. palmeri*; водночас, з тихоокеанського регіону відомі і досить великі представники цієї групи – наприклад, фізично незрілий екземпляр *Parietobalaena yamaokai* за оцінками має довжину тіла щонайменш 5-8 метрів, тобто втричі більшу (Tsai, 2017).

Таким чином, сарматські китоподібні Центрального Паратетису характеризуються зменшенням розмірів, як і кити Східного Паратетису.

Педоморфоз у дельфінів (Delphinidae). Явище зменшення розмірів у китоподібних, подібне до еволюційних тенденцій у міоценових форм Паратетису, спостерігається у сучасних форм, що живуть у внутрішніх морях – Азовському, Чорному та Середземному. Зокрема, зменшення розмірів афалін *Tursiops truncatus* простежується у східній частині Середземного моря. Так, у дорослих афалін левантинської субпопуляції конділобазальна довжина черепа та загальна довжина тіла значно та вірогідно менші, ніж у афалін в західній частині Середземного моря, і вони співставні з показниками, відомими для інших карликових форм китоподібних в межах внутрішньовидових відмінностей. До цього, довжина тіла у левантинських афалін менша, ніж у дельфінів із західної частини басейну, на 16%, в той час як конділобазальна довжина черепа – лише на 5%. Це означає, що відмінності між тваринами з цих регіонів обумовлені різницею в процесах індивідуального росту

після 3-4 років, на етапі наближення до статевої зрілості. Як показує дослідження вікових закономірностей росту особин, зменшення розмірів в афалін левантинської субпопуляції супроводжується вкороченням періоду індивідуального росту та швидким досягненням статевої зрілості. Крім того, спостерігаються статеві відмінності цих процесів: самки швидше ростуть в перші роки життя, швидше закінчують ріст та швидше сягають статевої зрілості, ніж самці. Вік досягнення статевої зрілості у самок становить 5-6 років (в інших популяціях він складає близько 10 років). Це вказує на прогенез як тенденцію їх еволюції. Зовнішніми чинниками цього процесу можуть бути екологічні фактори – висока температура води, висока солоність, а також зменшення або нестабільність кормової бази (Pog and Dimenpan, 2006). Дія температурного чинника могла б бути пов'язана із правилом Бергманна, однак наявні дані з географічних відмінностей між розмірами тіла афалін не підтверджують дію цієї закономірності на цей вид. Крім того, внаслідок правила Бергманна слід було б очікувати збільшення розмірів чорноморських китоподібних у порівнянні з середземноморськими, однак і такого ефекту не спостерігається. Дія чинника солоності гіпотетично може бути пов'язана з енергетичними витратами на осморегуляцію, проте доказів впливу цього механізму на гомойотермних тварин, таких як морські ссавці, наразі бракує, принаймні для сучасних умов і показників солоності Середземного моря. Тому найбільш ймовірним поясненням екологічних чинників, що впливають на еволюцію онтогенезу у морських ссавців у сучасних умовах, є зв'язок з кормовою базою. Для східної частини Середземного моря це може бути його оліготрофність.

Водночас, педоморфна трансформація у Delphinidae може супроводжуватися подовженням росту та збільшенням розмірів тіла, як це спостерігається у косатки (*Orcinus orca*). В цього виду присутня низка ознак педоморфозу. Для косатки характерні сповільнення або відсутність скостеніння швів черепа, в тому числі, між лобними кістками, лобними та міжтім'яною,тім'яною та лускатою, а також між кістками роstrума – міжщелепною та верхньощелепною. В черепі відсутнє щільне з'єднання між верхньощелепними та лобними кістками. Косатці притаманне збереження ювенільних пропорцій черепа – зокрема, пропорцій роstrума та мозкової коробки, які не змінюються протягом життя. Стан скостеніння швів черепа та онтогенетичні зміни пропорцій черепа співставні з процесами, що спостерігаються в дельфінах роду *Orcaella*, щодо яких висловлена ідея про еволюцію шляхом педоморфозу (Beasley *et al.*, 2005). Крім того, для косатки відома затримка розвитку скостеніння кінцівок (Mellor *et al.*, 2009). Парадоксальним чином, це неотенічне сповільнення призводить до розвитку нових або збільшенню існуючих структур. Внаслідок цього, інколи в одній і тій самій структурі педоморфний онтогенетичний стан поєднується з пераморфною геометричною формою. Наприклад, затримка епіфізарного скостеніння та подовження росту хребців призводить до їх видовження. Основа цих процесів – це сповільнення, ретардація темпів онтогенетичного розвитку. Втім, коректно описати такий стан і як прояв гетеробатмії. Крім того, деякі онтогенетичні зміни в косатки явно пераморфні: наприклад, зрощення шийних хребців та утворення високих гребенів на черепі.

Важливими наслідками педоморфозу у дельфінів є продовжений розвиток мозкової коробки і головного мозку.

Географічні відмінності проявів педоморфозу в онтогенезі скелета у морської свині (*Phocoena phocoena*). Усі сучасні види морських свиней мають педоморфні риси скелета (Barnes, 1985). Можливо, ці ознаки пов'язані зі швидким постнатальним ростом, отже вони можуть демонструвати географічні відмінності відповідно до екологічних особливостей. Для дослідження цього явища було порівняно онтогенезу скелета у морських свиней з вод Каліфорнії, Західної Гренландії, внутрішніх данських вод та Азовського моря за показниками форми черепа (аналіз тривимірної геометричної морфометрії), скостеніння швів черепа та епіфізів тіл хребців в залежності від віку. Азовські морські свині виявились найдрібнішими з усіх, і було показано, що відмінності у розмірах значною мірою пов'язані з різницею у термінах росту в період досягнення статевої зрілості. Прояви педоморфозу спостерігалися за тією ж закономірністю: азовські морські свині виявились найбільш педоморфними. Водночас, в азовських морських свиней спостерігалась найбільша індивідуальна мінливість морфологічних ознак, пов'язаних з онтогенезом. Педоморфоз проявлявся у формі прогенезу – вкорочення онтогенетичного розвитку морфологічних ознак. Форма черепа з поправкою на алометрію істотно відрізнялася в усіх популяціях, причому в Азовському морі – найбільше. У тварин, що живуть в акваторіях з високою продуктивністю, наприклад у водах Каліфорнії, були найкрупніші розміри та найменш педоморфні показники онтогенезу.

Мозаїчність проявів педоморфозу у формі черепа морської свині. Морфологічна диференціація форми черепа у дрібних зубатих китів іноді пояснюється через відмінності онтогенезу або адаптацію до придонного або пелагічного середовища. Для перевірки цих гіпотез було проведено порівняння з використанням двовимірної геометричної морфометрії між морськими свинями з Чорного та Азовського морів, які належать до єдиного підвиду, відомі проявами педоморфозу за розвитком тіла та черепа, але відрізняються за сезонним середовищем (мілководдя або відкрите море). Між ними знайдені відмінності, які характеризуються змішаним характером гетерохроній та загалом пояснюються способом живлення. З точки зору загальних розмірів тіла та черепа азовські морські свині більш пераморфні, ніж чорноморські. Проте з точки зору форми черепа у азовських морських свиней одні ознаки більш педоморфні, ніж у чорноморських, інші менш педоморфні, а є відмінності, які взагалі не пов'язані з гетерохроніями. Цю сукупність явищ можна описати як прояв гетеробатмії. Так само, якщо порівняти звичайну морську свиню *Phocoena phocoena* та каліфорнійську морську свиню *Phocoena sinus*, то деякі спільні риси в них пов'язані з гетерохроніями, а деякі – ні. Зокрема, в каліфорнійській морській свині скостеніння всіх відділів скелета менш розвинуте, ніж у звичайної, а відносна ширина роstrума – більша та, відповідно, більш пераморфна. Саме з подовженням росту роstrума в ширину та

адаптацією до всмоктувального живлення пов'язане сповільнення скостеніння його швів.

ПЕРАМОРФОЗ В ЕВОЛЮЦІЇ КИТОПОДІБНИХ

Гіперморфоз черепа китів-дзьоборилів (Ziphiidae) на прикладі роду *Africanacetus*. Дзьоборили (Ziphiidae) є групою китоподібних, в яких спостерігаються множинні прояви гіперморфозу. Неогенові дзьоборили відрізнялись великим різноманіттям, значну частину якого відкрито завдяки підйомам решток з океанського дна, зокрема у водах південної півкулі. Два черепи вимерлих дзьоборилів знайдені в 1976 р. на дні субантарктичної частини Індійського океану в районі банки Банзаре. Вони мають діагностичні особливості роду *Africanacetus*, а саме, великі парні симетрично розташовані максиллярні гребені на задній частині верхньощелепних кісток. Окрім найбільше розвинутих гребенів, на верхньощелепних кістках поруч знаходяться менші гребені, з'єднані з більшими в єдину систему. Гребені мають білатерально асиметричну форму. Знайдені дзьоборили відрізняються від єдиного відомого на момент публікації виду *Africanacetus ceratopsis* значно більшими розмірами. Різниця з *Africanacetus ceratopsis* в ширині роstrума складає 1,5 рази. Ці розбіжності можуть свідчити як про міжвидові відмінності, так і про загальний напрям еволюційного розвитку в напрямі гіперморфозу. Крім того, знайдені екземпляри, окрім великих максиллярних гребенів, характеризуються незвично розвиненими мезоростральними скостеніннями, що утворені сошником. Мезоростральні скостеніння мають пахіостеосклеротичну структуру. Обидві ознаки знайдені в цілому ряді сучасних і вимерлих дзьоборилів, і відомо, що вони мають статевий диморфізм у сучасних дзьоборилів. Ці структури є ознаками гіперморфозу, зумовленого статевим добороом, і можуть бути залучені у поведінку, специфічну для самців. Розвиток всього комплексу ознак лицьового черепа *Africanacetus* є яскравим проявом пераморфозу.

Еховізуальна демонстрація як можлива функція кісткових структур черепа дзьоборилів. Черепи багатьох живих і вимерлих дзьоборилів (Ziphiidae) містять надзвичайно різноманітні химерні кісткові та зубні структури (рис. 4). Зокрема, до них належать гребені на верхньощелепних і міжщелепних кістках, мезоростральні скостеніння, утворені мезетмоїдом або сошником, скостеніння нижньої щелепи. До таких структур можна також віднести збільшені зуби ремезубів (*Mesoplodon*) та дзьоборилів (*Ziphius*). Деякі з цих структур, такі як потовщені кістки на вершині черепа, є видоспецифічними та діагностичними на рівні виду (Moore, 1968). Більшість із них розвиваються протягом життя та утворюються або значно збільшуються у дорослих особин. Крім того, вони часто мають статевий диморфізм: самці мають химерні структури черепа, тоді як самки – ні. Припускається, що їх еволюція триває під дією статевого добору (Cranford *et al.*, 2008; Dalebout *et al.*, 2008). Зокрема в всіх сучасних дзьоборилів, які мають мезоростральне скостеніння, у дорослих самців воно значно збільшене (Moore, 1968). Мезоростральне скостеніння починає швидко зростати після досягнення статевої зрілості у самців ремезуба Бленвіля *Mesoplodon bidens* (Macleod and Herman, 2004) та дзьоборила

Ziphius cavirostris (Hardy, 2005), а максиллярні гребені зростають за такою ж закономірністю у самців північного пляшконоса *Hyperoodon ampullatus* (Hardy, 2005). Крім того, великі нижні зуби ремнезубів значно зростають тільки у дорослих самців, в той час як у самок вони не ростуть (Dalebout *et al.*, 2008).

Існують три головні гіпотези щодо функції цих структур: вони можуть функціонувати як зброя нападу, баласт під час пирнання або як передавачі звуку. У деяких видів, таких як північний пляшконіс (*Hyperoodon ampullatus*), гребені дійсно є зброєю боротьби між самцями; проте вони відрізняються за мікроструктурою від кісткових утворень інших дзьоборилів. У ремнезубів зуби, безперечно, використовуються як зброя нападу, і у багатьох видів розвиток мезорострального скостеніння у дорослих самців позитивно корелює з наявністю шрамів від зубів сородичів (Heuening, 1984; MacLeod, 2002). Показово, що в самців ремнезуба *Mesoplodon ginkgodens*, які не мають мезорострального скостеніння, немає і шрамів (Heuening, 1984). Втім, рострум як такий не може бути використаний як зброя нападу, оскільки надщільний рострум дуже крихкий, і ним не можна завдати удару, як показано на прикладі ремнезуба Бленвіля (de Buffrénil *et al.*, 2000). Гіпотеза щодо ролі важких скостенінь як баласту заснована на тому, що дзьоборили пирнають на великі глибини. Проте ця гіпотеза не пояснює статевий диморфізм: немає відомостей на користь того, що самки не пирнають глибоко, на відміну від самців (MacLeod, 2002; Lambert *et al.*, 2011). Крім того, вона не пояснює різноманіття інших структур, не пов'язаних з мезоростральним скостенінням. Третя гіпотеза (Cranford *et al.*, 2008) полягає в тому, що структури на рострумі чи біля нього використовуються як резонатори чи модифікатори комунікативного сигналу, тобто, беруть участь в акустичній демонстрації, подібно тому, як це відбувається в кашалотів, самцям яких притаманні комунікативні сигнали такого роду. Недолік гіпотези звукопередачі полягає в тому, що деякі з цих структур розташовані таким чином, що скоріше є перешкодою для посилення звукового сигналу. Таким чином, О. Ламберт та ін. (Lambert *et al.*, 2011) дійшли висновку, що жодна з тих ідей не надає загального пояснення ролі різноманітних химерних структур. Більш того, жодна з гіпотез не може пояснити співіснування декількох структур в одному організмі – наприклад, *Africanacetus* має одночасно максиллярні гребені та мезоростральне скостеніння.

Природним є припущення про те, що ці структури завдяки різноманіттю форми є засобами візуальної демонстрації, подібно до рогів оленів та биків або кісткових структур гадрозаврів та цератопсід. Це пояснює, наприклад, співіснування засобів нападу (зубів) та засобів візуалізації. Однак, на відміну від засобів демонстрації великих наземних тетрапод, «внутрішні роги» дзьоборилів не сприймаються напряму візуально, а здебільшого (за винятком гребенів пляшконоса, завдяки яким змінюється форма голови, та зубів ремнезубів) знаходяться глибоко в м'яких тканинах та їх не можна побачити ззовні.

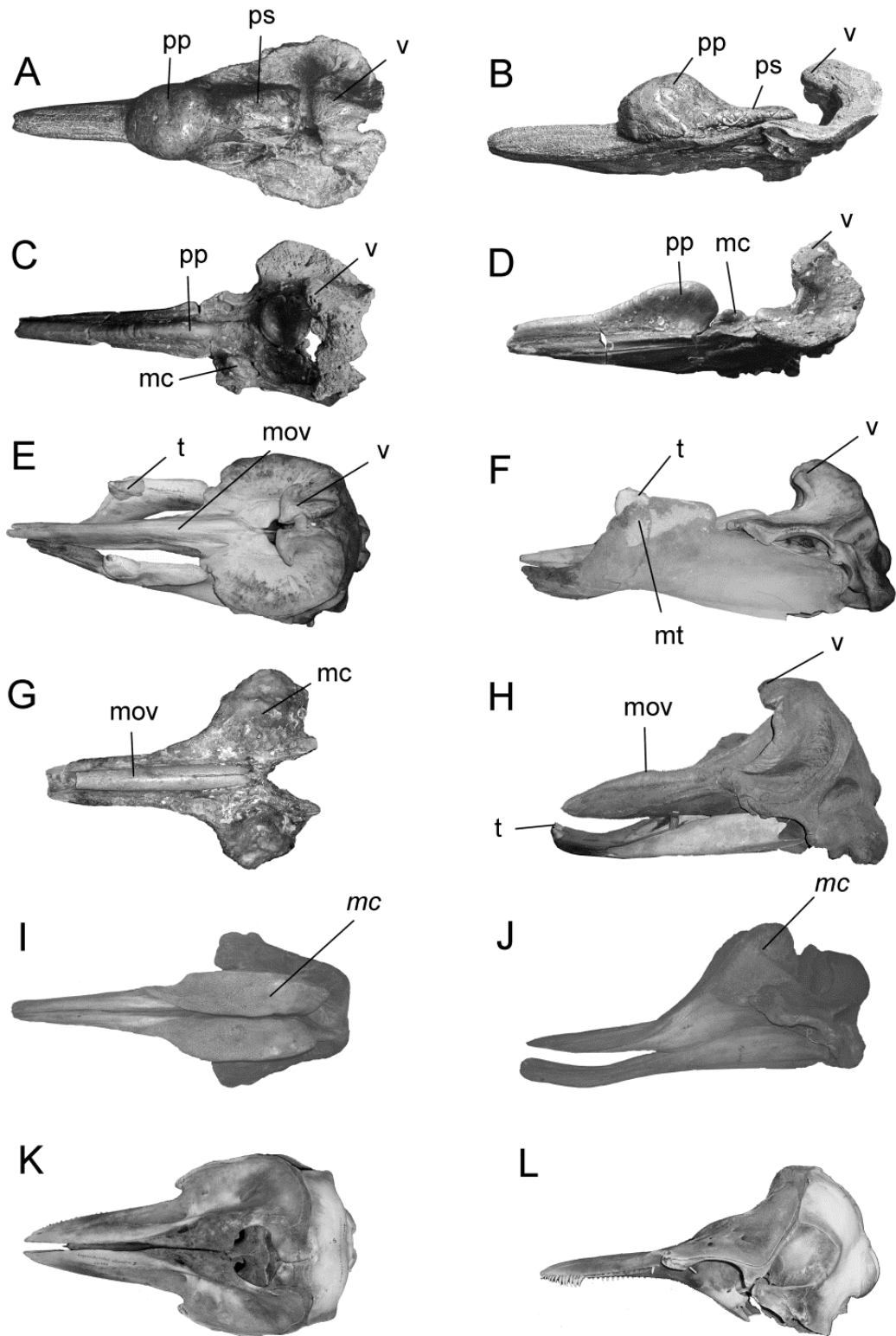


Рис. 4. Химерні структури в черепі дзьоборилів (Ziphiidae). А, В, *Hyperoodon ampullatus*. С, D, *Mesoplodon blainvillei*. Е, *Berardius arnouxii*. F, *Ziphius cavirostris*. G, H, приклад для порівняння: дельфін *Lagenorhynchus (Leucopleurus) acutus*, в якого немає таких структур. Масштаб рисунків приведений до єдиної довжини черепа. Скорочення: mc, максиллярний гребень; mt, мезоростральне скостеніння, утворене мезетмоїдом; mov, мезоростральне скостеніння, утворене сошником; mt, мандибулярне скостеніння навкруги зуба; ps, премаксиллярний гребень; t, зуб; v, вершина черепа.

Проте зубаті кити, до яких належать дзьоборили, розпізнають предмети (в тому числі, тривимірні тіла), використовуючи ехолокацію (Kellogg, 1959); використання ехолокації доведено у дзьоборилів напряду (Johnson *et al.*, 2004). Серед іншого, китоподібні здатні розрізнявати об'єкти різного складу, різної форми, розрізнявати порожні та заповнені тіла, а також знаходити різноманітні об'єкти у донних відкладах (Norris *et al.*, 1961; Evans and Powell, 1967; Белькович и др., 1969; Титов, 1972; Hammer and Au, 1980; Herzing, 1996). За допомогою ехолокації зубаті кити сприймають складні еховізуальні образи (Herman and Pack, 1992; Pack and Herman, 1995; Harley *et al.*, 1996; Herman *et al.*, 1998; Harley and DeLong, 2008).

Отже, поряд з візуальними засобами, вони можуть «бачити» та «показувати» свої «внутрішні роги» за допомогою ехографічного зображення та використовувати їх як інформаційні джерела в соціальних взаємодіях та в розпізнаванні особин або видів. Непрямим доказом цього є те, що ремenezуби Бленвіля, наприклад, користуються ехолокаційними сигналами під час соціальних взаємодій (Aguilar de Soto *et al.*, 2011). Зокрема, видоспецифічними є зуби ремenezубів, за формою яких вони можуть розпізнавати сородичів. Наприклад, MacLeod (2000) і Dalebout *et al.* (2008) показали, що ремenezуби різних видів розпізнають один одного за зубами через візуальний або акустичний контакт, і всі симпатричні види ремenezубів (*M. europaeus* – *M. mirus*, *M. peruvianus* – *M. perrini* and *M. densirostris* – *M. stejnegeri*) відрізняються за формою зубів.

Вочевидь, функція еховізуальної демонстрації у різних видів доповнюється іншими додатковими функціями (знаряддя нападу та оборони, звукопередача тощо); крім того, ці структури можуть бути об'єктом добору за принципом гандикапу. Однак саме функція еховізуальної демонстрації є універсальною для дзьоборилів.

ГЕТЕРОХРОНІЇ В ЕВОЛЮЦІЇ КІНЦІВОК КИТОПОДІБНИХ

Еволюція вторинних центрів скостеніння в грудних кінцівках китоподібних. Неповне скостеніння грудної кінцівки, зокрема кисті, в тому чи іншому ступеню притаманне всім сучасним китам (Рис. 5), однак його еволюція відбувається вже після переходу до повністю водного способу життя і вона притаманна представникам Neoceti. Ця еволюція відбувається паралельно у зубатих та вусатих китів (Рис. 6). У еоценових китоподібних, наприклад *Maiacetus inuus* та *Dorudon atrox*, епіфізарні пластини грудних кінцівок за структурою подібні до наземних ссавців. У міоценових та сучасних вусатих китів спостерігається істотне зменшення цих центрів. Зокрема у смугачів (*Balaenopteridae*) площа вторинних центрів скостеніння зменшується на 80%, а у гладких китів (*Balaenidae*) епіфізи повністю відсутні у п'ясткових кістках та фалангах пальців, а в променевій і лктьовій кістках багатократно зменшується. Натомість сучасні зубаті кити мають різноманітні форми вторинного скостеніння. Наприклад, вторинні центри скостеніння не зменшуються ні в *Platanistidae*, ні в деяких *Delphinoidea*, тоді як *Iniidae* не мають чітких епіфізарних пластинок, а навпаки, мають декілька невеликих

скостенінь, які загалом мають площу 40-50% від загальної площі поверхні діафіза. У Ziphiidae та нарвала *Monodon monoceros* (Delphinapteridae) розміри вторинних центрів скостеніння зменшуються в 5–10 разів, а рентгенологічне дослідження *Delphinapterus leucas* виявило лише залишки вторинних центрів скостеніння у п'ястках та фалангах. Найбільш просунута трансформація спостерігається в косатки (*Orcinus orca*) та кашалота (*Physeter catodon*). Вторинні центри скостеніння дистального відділу променевої кістки, ліктьової кістки та п'ясткових кісток нечіткі або навіть відсутні. Відсутні і вторинні центри скостеніння навкруги кісток зап'ястя. Повна відсутність вторинних центрів скостеніння в кисті косатки була доведена як рентгенограмою, так і комп'ютерною томограмою. Натомість в області зап'ястя як у косатки, так і в кашалота формується щільна фіброзно-хрящова структура. Таким чином, в цих таксонах втрата центрів скостеніння призводить до еволюційної новації.

Ці спостереження дозволяють припустити, що повернення китоподібних у водне середовище пов'язане з поступовим зменшенням розміру вторинних центрів скостеніння у декількох філогенетичних лініях і навіть з їх повною втратою у деяких видів. Функціональне значення цього процесу обумовлено зниженням механічного навантаження на кінцівку та зміною його векторів.

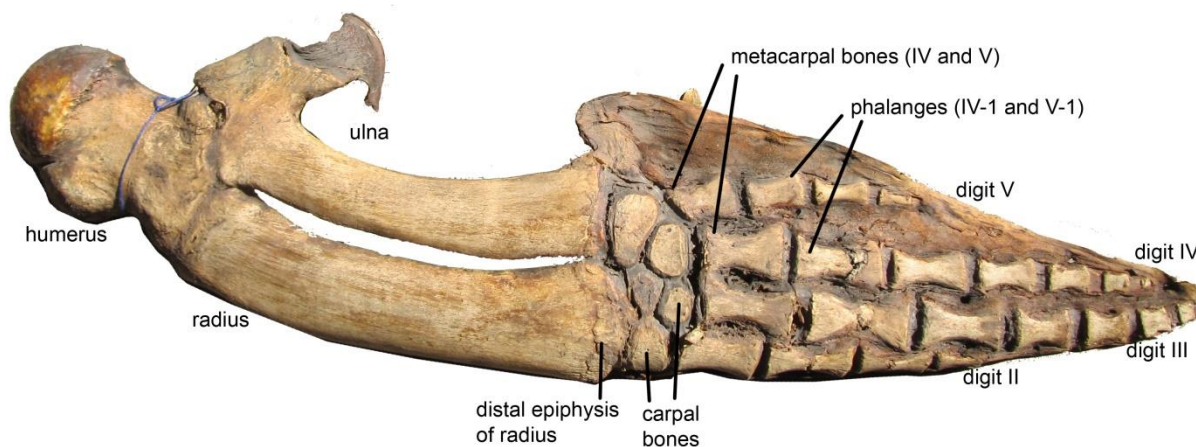


Рис. 5. Скелет грудної кінцівки малого смугача *Balaenoptera acutorostrata*.

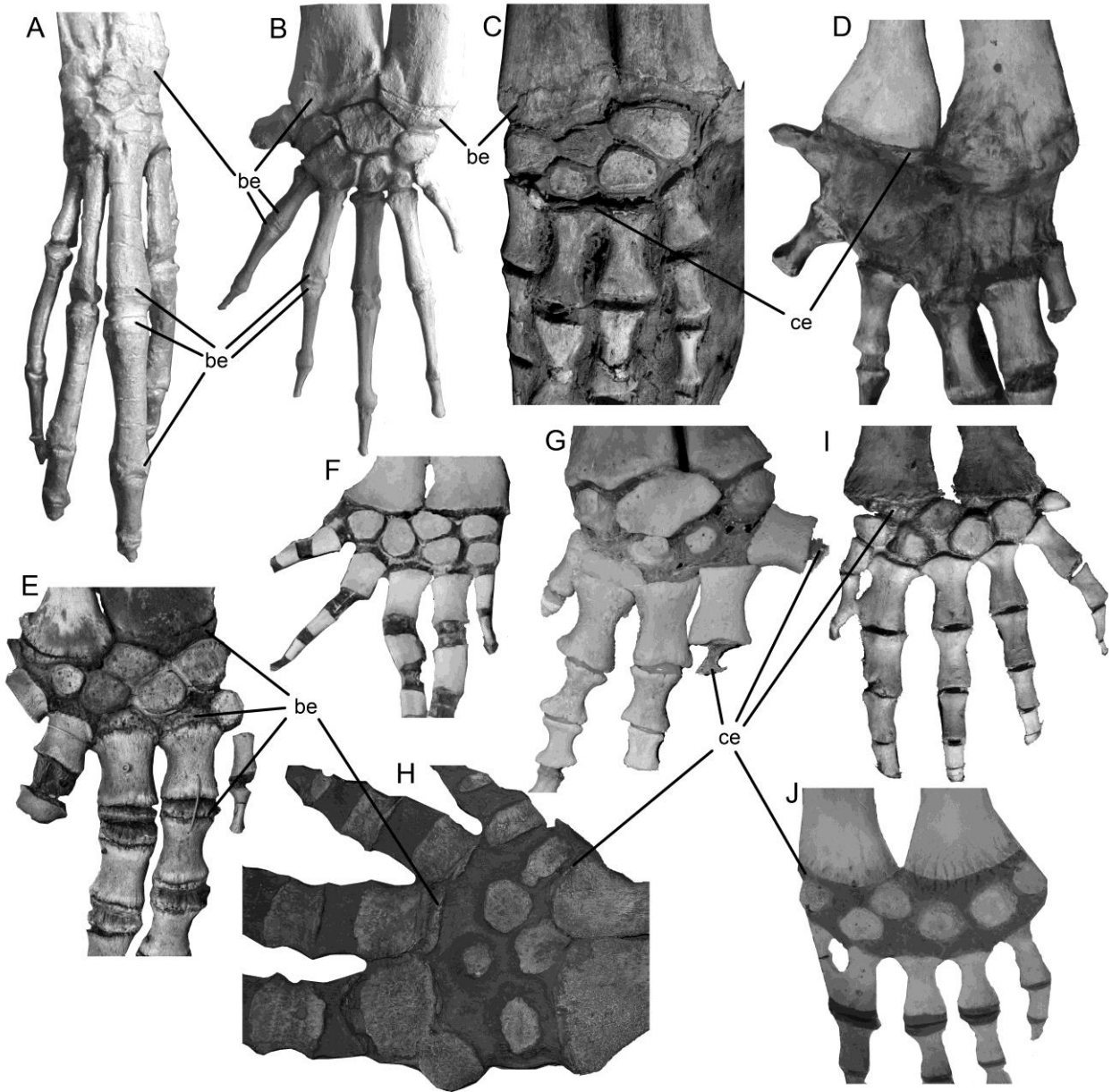


Рис. 6. Вторинні центри скостеніння в грудних кінцівках китоподібних. А, *Maiacetus inuus*, В, *Dorudon atrox*, С, малий смугач *Balaenoptera acutorostrata*, D, південний гладкий кит *Eubalaena glacialis*, Е, гринда *Globicephala melas*, F, інія *Inia geoffrensis*, G, нарвал *Monodon monoceros*, H, косатка *Orcinus orca*, I, молодий кашалот *Physeter catodon*, J, дорослий кашалот *Physeter catodon*. Скорочення: be – кісткові епіфізи.

Водночас оскільки у представників родин Protocetidae і Basilosauridae не відбувається трансформації скелета грудних кінцівок шляхом гетерохронії, постає питання, коли саме і в яких груп китоподібних відбулося це перетворення. Серед олігоценових зубатих китів, зокрема, добре збережений скелет грудної кінцівки відомий у *Mirocetus riabinini* та *Ferocetotherium kelloggi*. У першого з них грудна кінцівка подібна до кінцівки базилозаврид – зокрема, частково функціональним є ліктьовий суглоб. В зап'ястку присутні вісім кісток, а анатомія кісток п'ястка та фаланг пальців принципово не відрізняється від *Dorudon atrox*. Натомість, у *Ferocetotherium kelloggi* наявні грудні кінцівки, типові для неогенових та сучасних зубатих китів. Зокрема, в них зменшені епіфізи кісток п'ястка та фаланг пальців, та на епіфізарних пластинах відсутні суглобові поверхні.

Таким чином, еволюція грудних кінцівок зубатих китів відбувається протягом олігоцену, значно пізніше дивергенції між вусатими та зубатими китами, а отже перетворення грудної кінцівки триває паралельно у вусатих та зубатих китів.

Еволюція скостеніння тазового поясу та кінцівки у китоподібних. Китоподібні мають сильно трансформовані тазові кістки та тазові кінцівки. Проте внаслідок малочисельності палеонтологічних знахідок хід їх еволюції важко простежити. У сучасних китоподібних свободні тазові кінцівки втрачено, проте відкритим залишається питання, коли так як саме відбулась їх втрата. Вочевидь цей процес був пов'язаний зі змінами в способі плавання (Thewissen and Fish, 1997). Протоцетіди мали повністю функціональні кінцівки (Uhen, 2014). У базилозаврид тазова кістка була відокремлена від крижа, була зменшена клубова кістка, але свободні кінцівки були присутні та, можливо, функціонували (Kellogg, 1936; Gingerich, 1990), хоча їх функція невідома й вони не брали участь у плаванні (Uhen, 2004). Подальша еволюція тазових кісток і тазових кінцівок неясна. Функціональна тазова кістка знайдена в найстарішого відомого еоценового вусатого кита *Mystacodon selenensis* (Martinez-Caceres et al., 2011). В олігоценового вусатого кита *Mauicetus brevicollis* знайдена стегнова кістка зі сферичною головкою (Fordyce et al., 2000). У міоценових вусатих китів зрідка знаходили тільки сильно зменшені тазові кістки, подібні до кісток сучасних Balaenopteridae. Найсильніше трансформовані тазові кістки в зубатих китів: як правило, складові тазової кістки невиразні, і через це виникають сумніви в їх гомології (Arvy, 1979).

Завдяки новим знахідкам тазової, стегнової та гомілкової кісток міоценових вусатих китів-цетотеріїв з'явилась можливість порівняти їх з еоценовими китоподібними (Рис. 7). Всі знахідки походять з Керченського півострову. Загалом було знайдено чотири окремих тазових кістки, одна тазова разом зі стегновою і частково збережений скелет, зокрема, з обома тазовими, стегновими та гомілковими кістками *in situ*. Тазова кістка має три відростки, які інтерпретовано як клубова, лобкова та сіднична кістки, що входять до її складу в ссавців. Крім того, на кістці розташована ямка, що є залишком кульшової западини, а також поверхні для прикріплення м'язів. Як результат, традиційний погляд на тазову кістку китоподібних як таку, що складається з усіх трьох тазових кісток, підтверджується

новими даними з анатомії вусатих китів. Частина сідничної кістки (ймовірно, верхня гілка) у сучасних китів зменшена, але іноді можна спостерігати її залишок. Стегнова кістка представлена єдиним або подвійним центром скостеніння, кожний з яких має форму трикутної пластини; епіфізи відсутні. Їх інтерпретація є дискусійною. Єдиний центр скостеніння інтерпретований як первинний дистальний центр скостеніння діафіза. Другий центр скостеніння інтерпретований як головка стегна. Натомість гомілкорова кістка інтерпретується однозначно – вона має вигляд циліндра, в якому розрізняються діафіз і дистальний епіфіз.

Стегнові кістки цетотеріїв подібні до стегнових кісток *Balaenoptera* (Omura, 1978), в той час як тазова кістка більш схожа з кісткою *Balaenidae* (Andrews, 1921). Втім, наявність повністю збереженого комплексу кісток тазової кінцівки дозволяє оцінити схожість процесів її еволюції у різних родин вусатих китів.

Завдяки наявності кульшової западини можна простежити гомологію кожної з частин тазової кістки як у міоценових, так і у еоценових китів. У сучасних вусатих китів, в яких зберігається рудімент стегна, кульшова западина, до якої він прикріплюється, розташована на вентральній поверхні тазової кістки. Відповідно, клубова кістка лежить попереду від неї, а лобкова кістка – вентрально до неї. Таким чином, щодо гомології частин тазової кістки у базилозаврид це доводить точку зору Р. Келлогга (1936). Крім того, виявляється, що в *Basilosaurus* і *Basilotritus* напрями редукції тазової кістки істотно відмінні: у *Basilosaurus* клубова частина редукована, в той час як у *Basilotritus* вона зберігається, і в цьому сенсі *Basilotritus* більш подібний до *Neoceti*, де збережені всі елементи тазової кістки.

Структури, подібні лобковій кістці, зрідка можна спостерігати і в сучасних видів, в тому числі у зубатих китів, таких як морська свиня *Phocoena phocoena*. Так, короткий гострий відросток, подібний до лобкової кістки цетотеріїв, був знайдений на тазовій кістці самки віком три роки. Проте були запропоновані і інші інтерпретації цієї структури.

Відсутні дані про ранню еволюцію тазової кінцівки у зубатих китів, проте за аналогією з еволюцією грудної кінцівки можна припустити, що вона відбувалась паралельно у базилозаврид, вусатих та зубатих китів. Зокрема, наявні дані свідчать про збереження тазової кінцівки у вусатих китів протягом еволюційно довгого часу.

В цілому, розвиток тазової кістки у китоподібних можна описати як прогенез, перерваний розвиток скостеніння. Таким же чином в елементах свободної тазової кінцівки, наявних і у неогенових, і у сучасних китоподібних, зберігаються первинні центри скостеніння, у той час як вторинні центри зникають.

Таким чином, гетерохронії кінцівок в ході еволюції китоподібних є адаптивними і пов'язані з загальними механізмами онтогенезу. Можливо, перехід китоподібних до водного способу життя призвів до загальних трансформацій онтогенезу, що сприяло адаптивній еволюції кінцівок.

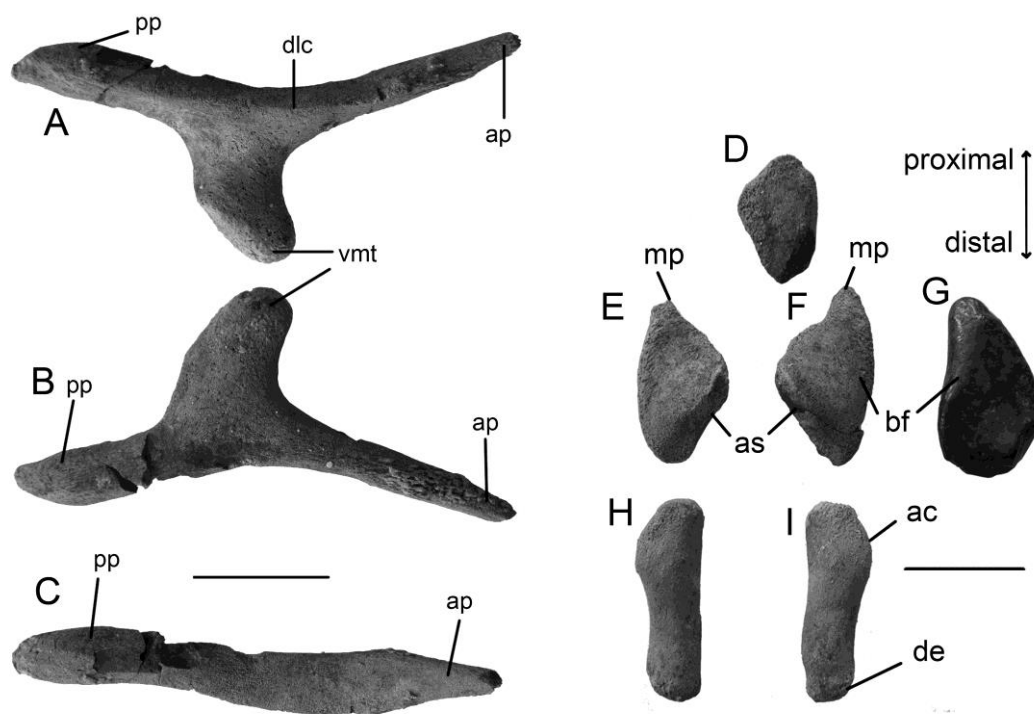


Рис. 7. Тазові, стегнові та гомілкові кістки цетотеріїв (Cetotheriidae). А, права тазова кістка, латерально; В, права тазова кістка, медіально; С, права тазова кістка, дорзально. D, проксимальний центр скостеніння правої стегнової кістки, TNU X1; E, дистальний центр скостеніння лівої стегнової кістки, TNU X1; F, дистальний центр скостеніння правої стегнової кістки, TNU X1; G, дистальний центр скостеніння стегнової кістки, TNU KB2; H, ліва гомілкова кістка, TNU X1; I, права гомілкова кістка, TNU X1. Скорочення: ac, передній гребінь; ap, передній відросток; as, суглобова поверхня; bf, діяфіз стегнової кістки; de, дистальний епіфіз; dlc, дорзолатеральний гребінь; mp, соскоподібний відросток; pp, задній відросток; vmt, вентромедіальний бугор. Розмір шкал 5 см.

ВИСНОВКИ

1. Численні гетерохронії в еволюції китоподібних трапляються після виникнення повністю водних китів (Pelagiceti) в середньому еоцені та відбуваються переважно з дивергенцією китоподібних сучасного вигляду (Neoceti), а також їх окремих груп – як зубатих, так і вусатих китів.
2. Серед проявів гетерохронії у китоподібних переважають пedomорфози. Цим пояснюються численні гомоплазії протягом їх еволюції – зокрема, у вусатих китів.
3. Проявам гетерохронії у багатьох китоподібних притаманна гетеробатмія (мозаїчність) – в організмі часто поєднуються пedomорфні і пераморфні ознаки.
4. Пedomорфози обумовлюють дивергенцію розмірів китоподібних – як їх зменшення, так і збільшення. Багатьом крупним китоподібним, починаючи з еоцену, притаманне сповільнення та водночас подовження темпів онтогенеза.
5. Функціональне значення пedomорфозів часто пов'язано зі спеціалізацією способів всмоктувального й фільтруючого живлення, що забезпечує розширення морфологічного різноманіття китоподібних.
6. Прояви деяких пераморфних ознак пов'язані зі статевим добором та можуть виконувати функції засобів еховізуальної демонстрації.
7. Сповільнення онтогенезу повністю водних китоподібних корелює з адаптивною еволюцією їх кінцівок, яка відбувається паралельно у вусатих та зубатих китів і, зокрема, призводить до формування нових сполучнотканинних структур.

СПИСОК ОПУБЛІКОВАНИХ ПРАЦЬ ЗА ТЕМОЮ ДИСЕРТАЦІЇ

Основні наукові результати дисертації, опубліковані у фахових виданнях, віднесених до першого і другого квартилів (Q1 і Q2) відповідно до класифікації SCImago Journal and Country Rank або Journal Citation Reports:

1. **Gol'din, P.**, Zvonok, E. 2013. *Basilotritus uheni*, a new cetacean (Cetacea, Basilosauridae) from the Late Middle Eocene of Eastern Europe. *Journal of Paleontology* 87(2): 254-268. (Особистий внесок: концепція роботи – визначення таксона *Basilotritus* як нового роду базілозаврид, морфометрія, розроблення філогенії *Pelagiceti*, написання частини тексту).
2. **Gol'din, P.**, Zvonok, E., Rekovets, L., Kovalchuk, A., Krakhmalnaya, T. 2014. *Basilotritus* (Cetacea: Pelagiceti) from the Eocene of Nagornoye (Ukraine): New data on anatomy, ontogeny and feeding of early basilosaurids. *Comptes Rendus Palevol* 13(4): 267–276. (Особистий внесок: концепція роботи, визначення екземпляра, морфометрія, написання частини тексту, частина ілюстрацій, обговорення).
3. **Gol'din, P.**, Steeman, M. E. 2015. From problem taxa to problem solver: A new Miocene family, Tranatocetidae, brings perspective on baleen whale evolution. *PLoS ONE* 10(9): e0135500. (Особистий внесок: визначення та діагноз нової родини, морфометрія, написання частини тексту, частина ілюстрацій, філогенія вусатих китів, частина обговорення).
4. **Gol'din P.** 2018. New Paratethyan dwarf baleen whales mark the origin of cetotheres. *PeerJ* 6: e5800.

5. **Gol'din, P.**, Startsev D., Krakhmalnaya, T. 2014. The anatomy of the Late Miocene baleen whale *Cetotherium riabinini* from Ukraine. *Acta Palaeontologica Polonica* 59 (4): 795–814. (Особистий внесок: концепція роботи, визначення екземпляра, написання тексту, частина ілюстрацій, обговорення).
6. **Gol'din, P.**, Startsev, D. 2014. *Brandtocetus*, a new genus of baleen whales (Cetacea, Cetotheriidae) from the late Miocene of Crimea, Ukraine. *Journal of Vertebrate Paleontology* 34(2): 419–433. (Особистий внесок: концепція роботи, збір матеріалу, препарування та визначення екземплярів, морфометрія, написання частини тексту, частина ілюстрацій, обговорення).
7. **Gol'din, P.**, Startsev, D. 2017. A systematic review of cetothere baleen whales (Cetacea, Cetotheriidae) from the Late Miocene of Crimea and Caucasus, with a new genus. *Papers in Palaeontology* 3: 49–68. (Особистий внесок: концепція роботи, участь в зборі матеріалу, препарування та визначення екземплярів, морфометрія, написання частини тексту, частина ілюстрацій, обговорення).
8. **Gol'din, P.**, Haiduc, B. S., Kovalchuk, O., Gorka, M., Otryazhyi, P., Branzila, M., Paun, E. I., Barkaszi, Z., Tibuleac, P., Ratoi, B. G. 2020. The Volhynian (late Middle Miocene) marine fishes and mammals as proxies for the onset of the Eastern Paratethys recolonisation by vertebrate fauna. *Palaeontologia Electronica* 23(3):a43. (Особистий внесок: дослідження морських ссавців, написання частини тексту).
9. **Gol'din, P.**, Radovic, P. 2018. A Middle Miocene baleen whale from Bele Vode in Belgrade, Serbia. *Rivista Italiana di Paleontologia e Stratigrafia*, 124(1): 127-138. (Особистий внесок: визначення екземпляра, написання тексту, обговорення).
10. Sharir Y., Kerem D., **Gol'din P.**, Spanier E. 2011. Small size in the common bottlenose dolphin *Tursiops truncatus* in the eastern Mediterranean: a possible case of Levantine nanism. *Marine Ecology Progress Series*. 438: 241-251. (Особистий внесок: розроблення методики дослідження, обговорення, написання частини тексту).
11. Galatius, A., **Gol'din, P. E.** 2011. Geographic variation of skeletal ontogeny and skull shape in the harbor porpoise (*Phocoena phocoena*). *Canadian Journal of Zoology* 89 (9): 869-879. (Особистий внесок: розроблення методики, збір даних з Азовського моря, участь в обговоренні).
12. **Gol'din, P.**, Vishnyakova, K. 2016. Habitat shapes skull profile of small cetaceans: evidence from geographical variation in Black Sea harbour porpoises (*Phocoena phocoena relicta*). *Zoomorphology* 135(3): 387–393. (Особистий внесок: концепція роботи, розроблення методики, участь в зборі та обробці даних, написання частини тексту).
13. **Gol'din, P.E.** and Vishnyakova, K.A. 2013. *Africanacetes* from the sub-Antarctic region: the southernmost record of fossil beaked whales. *Acta Palaeontologica Polonica* 58(3): 445-452. (Особистий внесок: визначення матеріалу, написання тексту, ілюстрації).
14. **Gol'din, P.** 2014. 'Antlers inside': Are the skull structures of beaked whales (Cetacea: Ziphiidae) used for echoic imaging and visual display? *Biological Journal of the Linnean Society* 113: 510–515.
15. Xie, M., **Gol'din, P.**, Herdina, A.N., Estefa, J., Medvedeva, E.V., Li, L., Newton, P.T., Kotova, S., Shavkuta, B., Saxena, A., Shumate, L.T., Metscher, B. D., Großschmidt, K.,

Nishimori, S., Akovantseva, A., Usanova, A. P., Kurenkova, A. D., Kumar, A., Arregui, I. L., Tafforeau, P., Fried, K., Carlstrom, M., Simon, Andras, Gasser, C., Kronenberg, H. M., Bastepe, M., Cooper, K. L., Timashev, P., Sanchez, S., Adameyko, I., Eriksson, A., Chagin, A. S. 2020. Secondary ossification center induces and protects growth plate structure. *eLife* 9: e55212. *(Особистий внесок: дослідження китоподібних, участь в плануванні еволюційного дослідження)*

16. Gol'din, P. 2014. Naming an innominate: pelvis and hindlimbs of Miocene whales give an insight into evolution and homology of cetacean pelvic girdle. *Evolutionary Biology* 41(3): 473–479.

Статті в інших наукових виданнях, включених до Переліку наукових фахових видань України, або у закордонних виданнях, проіндексованих у базах даних Web of Science Core Collection та/або Scopus

17. Gol'din, P. E. 2011. Case of cephalic presentation of foetus in a harbor porpoise *Phocoena phocoena* (Cetacea, Phocoenidae), with notes on other aquatic mammals. *Vestnik Zoologii* 45 (5): 473-477.

18. Kerem, D., Kent, R., Roditi-Elasar, M., Goffman, O., Scheinin, A., Gol'din, P. 2013. Early physical maturation of female common bottlenose dolphin *Tursiops truncatus* in the eastern Levantine Basin. *Israel Journal of Ecology & Evolution* 59(3): 154–162. *(Особистий внесок: планування дослідження, визначення віку, побудова кривих росту, участь в обговоренні результатів)*

19. Gol'din, P. E., Marareskul, V. A. 2013. Miocene Toothed Whales (Cetacea, Odontoceti) from the Dniester Valley: The First Record of Miocene Sperm Whales (Physeteroidea) from the Eastern Europe. *Vestnik zoologii*. 47(5): 409–414. *(Особистий внесок: визначення таксономічної приналежності, написання тексту)*

20. Гольдин П. Е. Необычное строение тазовой кости у морской свиньи *Phocoena phocoena* Ученые записки ТНУ. Сер. Биология, Химия. – 2012. – Т. 25(64), № 4. – С. 21-25.

Матеріали і тези доповідей на наукових конференціях

21. Гольдин П. Є. 2017. Педоморфоз в еволюції китоподібних. – Фауна України на межі ХХ-ХХІ ст. Нові концепції зоологічних досліджень. Всеукраїнська зоологічна конференція (12-16 вересня 2017 р., Харків). Харків, 2017. - С. 10-11.

22. Gol'din, P. 2019. Fish legacy or evolutionary novelty: hitherto unknown bones reflect evolutionary heterochronies in cetacean skull. – World Marine Mammal Conference. – Barcelona, Spain. – P. 169.

23. Gol'din, P. 2015. Marine mammal fauna of the Middle and Late Miocene of the Central and Eastern Paratethys: chronology and biogeography. – Abstracts, 7th European Congress of Mammalogy, August 17-21, 2015. – Stockholm, 2015. – P. 34.

24. Gol'din, P. 2010. Paedomorphic traits in killer whales *Orcinus orca*. – Abstract Book: 24rd Annual Conf. European Cetacean Society. Marine mammal populations: challenges for conservation in the next decade – Stralsund, Germany, 2010. – P. 56.

25. Gol'din P. 2013. A possible function for delayed rostral fusion in porpoises (Phocoenidae). – In: Abstract Book: 27th Annual Conf. European Cetacean Society.

Interdisciplinary approaches in the study of marine mammals. – Setubal, Portugal. – P. 363.

26. Gol'din, P. 2017. Common features of modern and Miocene cetacean faunas of the Black Sea region. – 22nd Biennial Conference on the Biology of Marine Mammals. Halifax, Nova Scotia, 22-27 October 2017. – P. 325.

27. Gol'din, P. 2017. Appendicular skeleton in early odontocetes. – 8th International Meeting on the Secondary Adaptation of Tetrapods to Life in Water. Berlin 2017 (03 April – 08 April 2017). – P. 27.

28. Gol'din, P., Bukhsianidze M. 2018. Anatomy of *Feracetoherium kelloggi*, the earliest crown-group cetacean from the Oligocene of Caucasus. – 5th International Paleontological Congress, Paris, France. – P. 59. (Особистий внесок: морфологічний опис, філогенетичний аналіз, написання тексту)

АНОТАЦІЯ

Гольдін П. Є. Гетерохронії в еволюції китоподібних. – Сукупність наукових статей. – Дисертація на здобуття наукового ступеня доктора біологічних наук за спеціальністю 03.00.08 – зоологія. – Інститут зоології ім. І. І. Шмальгаузена НАН України. – Київ, 2021.

Роботу присвячено аналізу закономірностей і значення гетерохроній в еволюції китоподібних (Cetacea). Реконструйовано філогенію повністю водних китоподібних (Pelagiceti) і систематичний стан ранніх базилозаврид, від яких походять сучасні китоподібні (Neoceti); показано, що їх дивергенція відбулась у середньому еоцені, та описано новий рід *Basilotritus*. Показано, що сповільнення темпів онтогенезу в китоподібних може вести в певних ситуаціях не тільки до зменшення, а й до збільшення розмірів тіла, виявляється вже в ранніх пелагіцетів та пояснює диференціацію їх розмірів протягом їх еволюції. За морфологічними ознаками запропоновано філогенетичну схему для неогенових вусатих китів, що підтверджує генетичні дані, і з'ясовано походження та філогенію родини цетотеріїв (Cetotheriidae) і споріднених форм. В ході цих робіт описано нову родину *Tranatocetidae* і чотири нові для науки роди (*Brandtocetus*, *Ciuciulea*, *Mithridatocetus*, *Tranatocetus*). Досліджені процеси проявів педоморфозу серед груп китоподібних – зубатих, вусатих китів, а також ранніх пелагіцетів. Досліджено неогенову фауну карликових китоподібних Паратетису та вказано на подібність адаптацій її представників і сучасних китоподібних у Середземному й Чорному морях. Запропоновано пояснення механізму живлення у карликових китів, що здійснюється внаслідок кінетизму черепа. Показано мозаїчність проявів гетерохроній в ході еволюції китоподібних. Описано фактори, що сприяють розвитку проявів пераморфозу в китів-дзьоборилів (Ziphiidae), і запропоновано гіпотезу щодо їх унікальної функції – еховізуальної демонстрації внутрішніх структур, які сприймаються завдяки ехолокації. Проведено порівняння проявів педоморфозу скелета грудної кінцівки у великих китоподібних та показано механізм утворення еволюційно нових структур внаслідок цього процесу. Описано закономірності еволюції тазового поясу й скелета тазової кінцівки китоподібних.

Ключові слова: китоподібні, еволюція, морфологія, онтогенез, філогенія, гетерохронії.

ABSTRACT

Gol'din, P. E. Heterochronies in cetacean evolution. – Collection of research papers. – Thesis submitted for the degree of Doctor of Biological Sciences in Zoology (03.00.08). – Schmalhausen Institute of Zoology, National Academy of Sciences of Ukraine. – Kyiv, 2021.

This work is focused on analysis of regularities and functions of heterochronies in evolution of cetaceans (Cetacea). Heterochrony is studied here from the perspective by Alberch et al. (1979), and paedomorphosis and peramorphosis are examined as its aspects, with progenesis and retardation (neoteny) as manifestations of paedomorphosis. Phylogeny of fully aquatic cetaceans (Pelagiceti) is reconstructed, and taxonomy of a few stem cetaceans is clarified that highlighted the existence of early basilosaurid group which was ancestral for modern cetaceans (Neoceti); it was shown their divergence comes back to the Middle Eocene, and the new genus was erected, *Basilotritus*. Slowing ontogeny rate was found to cause not only diminishing body size but also increase in body size of cetaceans: it is seen in the earliest Pelagiceti and explains their differentiation in body size since Eocene. A phylogenetic tree was built for Neogene and modern baleen whales (Mysticeti) that independently backs evidences from molecular genetic studies, and origins and phylogeny were suggested for the family Cetotheriidae and the groups closely related to it. The new family of Tranatocetidae was described during the work, as well as four new mysticete genera (*Brandtocetus*, *Ciuciulea*, *Mithridatocetus*, *Tranatocetus*). Manifestations of paedomorphosis were studied across cetacean lineages, including toothed whales, baleen whales and stem cetaceans (early Pelagiceti). Endemic Neogene fauna of dwarf Paratethyan cetaceans was studied, and some of adaptations developed in its members were found to be similar to adaptations in modern cetaceans living in the Mediterranean, Black and Azov Seas. Origin of Cetotheriidae, the family of baleen whales which included only small members, among which there were the smallest baleen whales in their evolutionary history, was highlighted. The earliest and, possibly, the basalmost member of this family, *Ciuciulea davidi*, was described from the Middle Miocene of the Central Paratethys. Anatomy of *Cetotherium riabinini*, a poorly known dwarf cetotheriid baleen whale from the Late Miocene of the Eastern Paratethys, was examined with numerous insights on explanation of feeding mechanisms in paedomorphic baleen whales. It was found that *C. riabinini* used a generalized feeding strategy combining continuous suction feeding, similar to that of the ducks (Anatidae), and intermittent suction feeding, similar to the feeding strategy of modern gray whales (Eschrichtiidae). This comparative approach provides explanation for function of cranial kinesis in baleen whales. Also, cranial kinesis was suggested to be a driver in evolution of convergent anatomical traits in baleen whales, leading to numerous homoplasies. New amended diagnosis was provided for genus *Cetotherium*, family Cetotheriidae and for the closely related taxa of baleen whales. Mosaic nature of heterochrony manifestations was shown for cetacean evolution: even within the same organism some traits can undergo paedomorphic transformation, while others can evolve as peramorphic ones. Drivers of development of peramorphic

sexually dimorphic bizarre structures in beaked whales (Ziphiidae) were assessed, and novel hypothesis for their unique function was provided. It is argued these structures are the means of visual display. Most of the peramorphic structures of beaked whales are not externally exposed like means of visual display of terrestrial tetrapods, but are located deep in soft tissues. However, toothed whales recognize objects, using echolocation. So, along with visual means, they can visualize their internal bone structures with echoic imaging and use them as displays in social interactions and in species recognition. Evolutionary study of paedomorphic development of forelimb skeleton covered taxa from the Eocene to modernity, including stem cetaceans, baleen whales and toothed whales, focused on transformations of secondary ossification centers. It was found the secondary ossification centers progressively decreased in Neoceti lineage since the Oligocene. Major transformations in appendicular skeleton began well after transition of cetaceans to the fully aquatic life. Evolution of appendicular skeleton was paralleled in baleen and toothed whales. In some of the modern lineages, e.g., Balaenidae, *Physeter* and *Orcinus*, advanced degree of loss of secondary ossification centers in manus was achieved, with complete loss of secondary ossification in *Orcinus*. Meanwhile, a novel fibrocartilaginous structure emerged in the carpal area instead of ossifications, and, therefore, here the evolution of paedomorphic morphotype led to evolutionary novelty. Pelvic and hindlimb evolution and the role of heterochrony in it were studied based on new findings of Miocene baleen whales and modern toothed whales. It was found the innominate bone of modern cetaceans contains anlagen of all the three bones, which are present in the other mammals, i.e. ilium, ischium and pubis. The new approach for interpretation of homology of pelvis portions in stem cetaceans was suggested based on the position of acetabulum, and it was shown that different lineages of early Pelagiceti followed different evolutionary pathways of pelvic and hindlimb development, e.g. *Basilotritus* appeared to be closer to Neoceti than to *Basilosaurus* in terms of pelvic anatomy. Also, it was found the evolution of hindlimbs in baleen and toothed whales followed the heterochronic regularities, with retaining primary centers of ossification and gradual cease in secondary ossifications. In general, heterochronic evolution of limbs in cetaceans was found to be adaptive, and it followed cetacean transition to the fully aquatic life which was the likely driver for the overall ontogenetic transformation in cetaceans.