



МІНІСТЕРСТВО ОСВІТИ І НАУКИ УКРАЇНИ

ТАВРІЙСЬКИЙ ДЕРЖАВНИЙ АГРОТЕХНОЛОГІЧНИЙ  
УНІВЕРСИТЕТ імені ДМИТРА МОТОРНОГО



проспект Богдана Хмельницького 18, м. Ізюм, Мелітопольська  
область, 72312

телефон (0619) 42-06-18, факс (0619) 42-24-11  
Код ЄДРПОУ 00493698, e-mail: office@tdu.edu.ua

**ВІДЗИВ**  
**на дисертаційну роботу ГОЛЬДИНА Павла**  
**«Гетерохронії в еволюції китоподібних», подану до захисту на здобуття**  
**наукового ступеню доктора біологічних наук**  
**за спеціальністю 03.00.08 – зоологія**

**Актуальність**

В еволюції онтогенезів вирізняють ембріональні зміни, пов'язані з філогенетичним розвитком дорослих організмів, які О. М. Северцев назвав філембріогенезами. Серед різновидів останніх особливе значення мають архалаксиси, які виражаються в змінюванні часу закладення певних органів у порівнянні з предковими формами, тобто гетерохроній. У нечисленних сучасних китоподібних, поза адаптацій до водного способу життя, виникли своєрідні анатомічні особливості, як-то: виокремлення кам'янистої кістки, асиметрія лицьового черепа, остеопороз скелета, трансформація грудних кінцівок в ласти, а також розвинулись редукція та втрата деяких характерних ознак ссавців. До них слід віднести: волосяний покрив, дифіодонтність зубної системи, тазовий пояс, задні кінцівки, носові та гратчасті кістки, органи нюху тощо. Значну частину цих рис можна пояснити, як наслідок гетерохроній, котрі у китоподібних виявляються у вигляді прогенезу, гіпо-, гіпер- і геронтоморфозів.

Незважаючи на відкриття за останні 50 років понад 250 родів і опис понад 20 родин викопних китів, єдиної теорії щодо філогенії справжніх водних китоподібних (Pelagiceti) і особливостей дивергенції їхніх пращурів немає. Ряд вчених висловлюються на користь походження китоподібних від копитних, з якими вони мають ряд спільних рис – дифузну плаценту, дворогу матку, складний шлунок тощо. Інші, на підставі подібності в будові скелета і зубної системи, припускають їхнє походження від примітивних хижаків-креодонтів, а деякі – крейдяних комахоїдних. То ж а також вдосконалення теорії щодо філогенії китоподібних, систематизація проявів, виявлення функції та встановлення закономірностей гетерохроній в їхній еволюції, свідчать про актуальність обраної Павлом Гольдіним дисертаційної теми.

### **Зв'язок роботи з науковими програмами, планами, темам**

Рецензована дисертаційна робота виконана у розрізі кількох наукових тем, серед яких: «Різноманітність життєвих форм хребетних: еволюційно-морфологічний, онтогенетичний і функціонально-адаптивний аспекти дослідження», а також «Еволюційні механізми адаптацій хребетних тварин різних екологічних і таксономічних груп» відділу еволюційної морфології хребетних Інституту зоології ім. І. І. Шмальгаузена НАН України.

### **Ступінь обґрунтованості наукових положень та рекомендацій**

Достовірність отриманих наукових результатів зумовлена ретельним виконанням Павлом Гольдіним палеозоологічних досліджень в провідних наукових центрах Європи та України, а також коректністю різноманітних теоретичних та пошукових робіт, проведених переважно у Інституті зоології ім. І. І. Шмальгаузена НАН України за консультацій з боку провідних європейських та вітчизняних вчених. Тому обґрунтованість наукових положень та висновків, розроблених дисертантом, не викликає жодних сумнівів.

### **Наукова новизна одержаних результатів**

У рецензованій дисертації до них, насамперед, варто віднести розроблення теорії щодо філогенії справжніх водних китоподібних (Pelagiceti) і систематичне положення деяких форм. Це дозволило виділити пращурів сучасних китоподібних (Neoceti), якими є ранні базилозавриди, і з'ясувати особливості їхньої дивергенції у середньому еоцені. За морфологічними ознаками запропоновано філогенетичну схему для неогенових вусатих китів, що підтверджує походження і філогенію родини цетотеріїв (Cetotheriidae) і їхніх споріднених форм. Дисертантом описано нову родину і 5 нових родів, а також досліджено ендемічну неогенову фауну карликових китоподібних Паратетису. Досліджено процеси педоморфозу серед китів і показано, що його наслідком може бути як зменшення, так і збільшення розмірів тіла. Показано неоднозначність проявів гетерохроній в процесі еволюції китоподібних. Описано фактори, що сприяють розвитку проявів пераморфозу в китівдзьоборилів (Ziphiidae), а також проведено порівняння наслідків педоморфозу скелета передньої кінцівки та показано механізм утворення нових морфологічних структур у великих китоподібних.

### **Практичне значення отриманих результатів**

Закладені теоретичні основи для розуміння механізмів, що забезпечують еволюцію розмірів, зміни тривалості життя, будову окремих структур скелета.

Одержані дані з еволюції скелета кінцівок використані як методичне обґрунтування для вдосконалення хірургії суглобів та рекомендацій з фізичної реабілітації.

### **Повнота викладення у наукових працях**

Результати дисертаційної роботи викладено у 28 наукових працях, 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 у журналах, включених до Переліку наукових фахових видань України, або у закордонних виданнях, проіндексованих у базах даних Web of Science Core Collection та/або Scopus, 8 – в менш важливих наукових збірках. Вони були апробовані на 10 наукових форумах, серед яких: конференції Європейського китового товариства (2010, 2013), Товариства морської мамаліології (2017, 2019), VII Європейський конгрес з мамаліології (2015), V Міжнародний палеонтологічний конгрес (2018) та інші.

### **Структура, зміст дисертації та зауваження до її результатів**

Дисертація Павла Гольдіна має обсяг 320 сторінок і складається зі вступу, 4 розділів, висновків, а також додатку. Її структура відзначається чіткістю, логічною продуманістю, послідовністю складових розділів і підпорядкована реалізації основних завдань дослідження.

### **Матеріал та методи дослідження**

Рецензована робота ґрунтується на результатах дослідження колекцій та робочих матеріалів 36 музеїв та наукових установ України, Бельгії, Грузії, Данії, Італії, Молдови, РФ, США, Франції, Швеції, польових зборів автора і його колег. Опрацьований матеріал складається з близько 1500 екземплярів китоподібних 190 видів (67 сучасних і 123 вимерлих), що належать до 34 родин і груп *incertae sedis* із басейнів Атлантичного, Тихого та Південного океанів, а також Тетісу та Паратетісу.

Методи включають таксономічний та морфологічний описи, філогенетичний аналіз, класичну та геометричну морфометрію, рентгенографію та комп'ютерну томографію, визначення віку за ростовими шарами у зрізах зубів та на аншліфах кісток, а також статистичні обрахунки.

### **Характеристика дисертації за розділами**

Зміст першого розділу «**Філогенія китоподібних та походження повністю водних китоподібних**» (стор. 20-74) вдало розкривають матеріали, які були опубліковані у відомих міжнародних палеонтологічних та зоологічних журналах. В них

глибоко описане походження повністю водних китоподібних (Pelagiceti). За результатами різних вчених та дисертанта, серед останніх у середньому еоцені виділяються базилозавриди (Basilosauridae) і предки сучасних китів (Neoceti). На основі результатів порівняльного аналізу, що охоплює базилозаврид, вусатих і зубатих китів, Павло Гольдін у якості важливого еволюційного механізму розглядає педоморфоз, тобто збереження ювенільних рис в дорослому стані. Його характерними рисами є: пізні зростання швів черепа і елементів посткраніального відділу, редуція або затримка розвитку скелетних структур, що призводить до затримки фізичної зрілості. Результати досліджень дисертанта вказують на поширеність цього явища у всіх справжніх водних китоподібних, наслідком чого є сповільнення індивідуального розвитку тварин. Окрім того, педоморфоз веде як до проявів карликовості (*Mammalodontidae*, морські свині) у внутрішніх морях, так і до гігантизму у холодних водах (сучасні вусаті кити, косатка).

У розділі дано опис маловідомого кита з Данії, який за анатомією черепа, представляє новий рід *Tranatocetus* gen. та нову родину *Tranatocetidae*, а також наведено філогенетичне дерево вусатих китів (*Mysticeti*) від неогену до сучасності, яке включає 51 таксон з включенням нещодавно описаних.

Другий розділ «**Прояви та функції педоморфозу в еволюції китоподібних**» (стор. 75-250) становить найбільшу частину дисертації. У ньому розкривається походження карликових цетотеріїв, родина яких об'єднує вимерлих найдрібніших вусатих китів, поширених з середнього міоцену до раннього плейстоцену у внутрішніх морях басейнів Атлантичного, Тихого океанів та Паратетису. Їхні рештки, а також артефакти різноманітних предків дельфінів з родини кентріодонтид, річкових дельфінів інших зубатих китів рясно трапляються у відкладах Бессарабського басейну, який утворився у Східному Паратетисі. Найдавнішим та найпримітивнішим представником цієї родини є *Ciuciulea davidi*. У цього кита дистальні кінці лицьових кісток утворюють єдину поперечну лінію, потиличний щит є вузьким, а міжтім'яна область – відносно довгою. Разом з клиновидною формою видовжених кісток рострума та носа, а також з овальною барабанною кісткою ці ознаки свідчать про примітивність будови черепа. У пізньому міоцену траплялися й інші цетотерії (*Otradnocetus*, *Parietobalaena*), спорідненість яких підтверджується схожістю еволюції барабанних, кам'янистих та лускатих кісток, а також нижньої щелепи. Китами родів *Ciuciulea* та *Otradnocetus* притаманна мозаїчність проявів гетерохронії, яка проявляється в малих розмірах тіла (3,5-5,0 м), скостенінні різних елементів скелета у дорослому стані. Загалом, більшість пізніших цетотеріїв характеризується тенденцією до розвитку педоморфозу у порівнянні з їхніми карликовими пращурами.

Дисертант цілком справедливо вважає, що суттєвим чинником, що сприяє педоморфозу в китоподібних, може бути всмоктувальне живлення, під час якого у вусатих китів важливе функціональне значення мають гетерохронії. Саме вони забезпечують необхідний кінетизм їхнього черепа. У зазначеному розділі описана фауна цетотеріїв та інших дрібних китоподібних Східного Паратетису, а також розкриті риси педоморфозу у дельфінів. Значна увага приділена географічним відмінностям та мозаїчності проявів педоморфозу в онтогенезі скелету морської свині.

Загалом другий розділ відзначається глибоким викладенням цінного матеріалу, який було отримано за значних зусиль автора.

У третьому розділі «**Пераморфоз в еволюції китоподібних**» (стор. 251-266) йдеться про гіперморфоз черепа китів-дзьоборилів (*Ziphiidae*) на прикладі роду *Africanacetus*. Неогенові дзьоборили відрізнялись великим різноманіттям, які мали великі парні симетричні максилярні гребені на верхньощелепних кістках, ускладнених меншими, об'єднаними в єдину систему, гребенями. Вони також були значно більшими за розмірами, ніж відомий на цей час *Africanacetus ceratopsis*. Разом з розвиненими мезоростральними скостеніннями і комплексом ознак лицьового черепа *Africanacetus* є яскравим проявом пераморфозу. Окремо описується еховізуальна демонстрація як можлива функція кісткових структур черепа дзьоборилів

У четвертому розділі «**Гетерохронії в еволюції кінцівок китоподібних**» (стор. 267-314) дисертант наводить матеріал, який характеризує еволюцію вторинних центрів скостеніння в грудних кінцівках, а також загальне скостеніння тазового поясу та кінцівки китоподібних. Неповне скостеніння грудної кінцівки притаманне всім сучасним зубатим та вусатим китам, однак його еволюція відбувається вже після переходу до повністю водного способу життя. Спостереження П. Гольдіна дозволяють припустити, що повернення китоподібних у водне середовище пов'язане з поступовим зменшенням розміру вторинних центрів скостеніння у кількох філогенетичних лініях і навіть з їхньою повною втратою у деяких видів.

**Висновки** дисертанта відзначаються ємністю та неабиякою лаконічністю і містять всього 7 пунктів.

### **Зауваження до дисертаційної роботи**

Звичайно, що у такій значній роботі, як докторська дисертація, важко уникнути недоліків. То ж, вибачаючись перед автором, зверну увагу на деякі з них:

1. Розділ 2, на мій погляд, є надто громіздким і значним за розміром. У ньому, наприклад, розкривається анатомія та постнатальний розвиток черепа цетотерія і окремо описується карликовий кит з Центрального Паратетису. Незважаючи на

важливість зазначених питань, наведених вище матеріалів щодо значення педоморфозу в еволюції китоподібних у розділі цілком достатньо і без них.

2. Захоплення дисертанта морфологічним та функціональним значенням гетерохроній в еволюції китоподібних завадило йому побачити вплив на неї аломорфозів, автономізації та паралелізмів в онтогенезі деяких китів, що у значній мірі сприяло формуванню своєрідності сучасної цетофауни.

3. Не дуже переконливим виглядає припущення щодо функціонування химерних структур у черепі дзьоборилів (Ziphiidae), як елементів еховізуальної демонстрації. Незважаючи на те, що зазначені мезоростральні скостеніння починають швидко зростати після досягнення статевої зрілості саме у самців, жодними дослідженнями важливість його значення у статевому доборі дзьоборилів дотепер не доведено.

4. Термін «повністю водні китоподібні», який трапляється у багатьох місцях роботи (стор. 17, 20 і далі), є не дуже вдалим у викладенні українською мовою. На мій погляд, точніше було б «справжні водні китоподібні».

5. У авторефераті при розкритті «Методів та матеріалів» не доцільно викладати відомості про опис нових таксонів – для цього є підрозділ «Наукова новизна одержаних результатів».

6. У деяких місцях дисертації використовуються невдалі переклади з російської на українську мову. Наприклад (стор. 302), «свободної ...кінцівки», тоді як правильно «вільної». Оскільки більшість матеріалу викладено англійською мовою, наступні зауваження стосуються виключно автореферату роботи. Дисертант місцями вживає слово «продовжується», яке походить від аналогічного російського і яке краще перекласти як «триває». Не правильними є вирази: «доведено...напрямую» – «доведено...безпосередньо»; «предки» – краще «пращури» та інше.

7. Іноді трапляються елементарні описки чи помилки. Наприклад, пирнання» треба «пірнання», «траекторія» – траекторія «симпатричні» – симпатричні і тому подібне.

Треба сказати, що подібних прикрих негараздів, доцільність виправлення яких узгоджено з дисертантом, у рецензованій роботі небагато.

## ВИСНОВОК ОФІЦІЙНОГО ОПОНЕНТА

Зазначені вище зауваження ні в якій мірі не зменшують високий теоретико-методичний рівень дисертації, яка має важливе наукове фундаментальне значення і відповідає вимогам оформлення. Мета, поставлена Павлом Гольдіним, а також положення, що винесені на захист, є науково обґрунтованими та виваженими. Всі за-

